

Zur Biometrie der Gattung Tarsius Storr, 1780 (Tarsiiformes, Tarsiidae)

Eine funktionsmorphologische Studie als Beitrag zur Systematik und
Phylogenie der Koboldmakis unter Verwendung elektronischer
Rechenmittel mit dem Versuch einer Synopse morphologischer und
ethologischer Ergebnisse

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaften
der Justus Liebig-Universität Giessen
(Fachbereich Biologie)

vorgelegt von
Carsten Niemitz
aus Dessau

Giessen 1974

Digitized by the Internet Archive
in 2026

Zur Biometrie der Gattung Tarsius Storr, 1780 (Tarsiiformes, Tarsiidae)

Eine funktionsmorphologische Studie als Beitrag zur Systematik und
Phylogenie der Koboldmakis unter Verwendung elektronischer
Rechenmittel mit dem Versuch einer Synopse morphologischer und
ethologischer Ergebnisse

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaften
der Justus Liebig-Universität Giessen
(Fachbereich Biologie)

vorgelegt von
Carsten Niemitz
aus Dessau

Giessen 1974



D 26

Dekan: Prof.Dr.G.Cleffmann

1. Berichterstatter: Prof.Dr.H.Sprankel

2. Berichterstatter: Prof.Dr.U.Schäfer

Tag der mündlichen Prüfung:

8. Nov. 1974

Die Sage von Linseng, dem Tarsier

In alten Zeiten lebte einst ein großer Herrscher mit Namen Sangyang Burong, die Gabelweihe, welche sowohl in Gestalt eines Vogels als auch in der eines Menschen erscheinen konnte. Er hatte vier Brüder, die folgendermaßen hießen: payoh der Sambhur-Hirsch, kidang der bellende Duckduck, sawah die Pythonschlange und pelandak der kleine Duckduck.

Sangyang Burong heiratete Yang Pani und bekam einen Sohn Linseng, den Tarsier. Dieser wiederum hatte acht Kinder, nämlich Bingkok, den gebänderten Eisvogel, Beraga, den Scharlach-Trogon, Adi-Adi, den Mahagonni-Specht, Papau'u, den Dirad's-Trogon, Terajan den Schopfhäher, Masik, den Spinnenjäger, Burak, die Shama-Drossel und Antis, den Asia-Specht.

Alle Kinder Linsengs waren Angeber. Jeder von ihnen gab vor, mehr zu leisten als die anderen. Eines Tages fragte ihr Vater sie während seiner Mußestunde, wer von ihnen am meisten leisten könne und wer über die flüssigste Sprache verfüge. Alle antworteten: "Das bin ich".

Als er das hörte, befahl Linseng ihnen, einen Baum zu fällen, der draußen vor dem Haus wuchs. Außer Antis dem Asia-Specht, sagten alle, es sei einfach ihn zu fällen, da der Baum sehr schief gewachsen war und sich dem Boden zuneigte.

"Nein", rief Antis, "dieser Baum wird in die entgegengesetzte Richtung fallen."

Seine Brüder stritten sich darüber und sagten, der

Baum müsse gemäß ihrer Vorhersage umfallen. Drei mal sagte Antis, der Baum würde andersherum umstürzen, aber seine Brüder behaupteten fest, er würde so hinfallen, wie sie es vorhersehen würden.

Nachdem sie alle sehr darüber gestritten hatten, wie der Baum umfallen würde, gingen sie hinaus, um ihn mit eisernen Äxten zu fällen. Als der Baum schließlich umstürzte, fiel er die Richtung, die Antis vorausgesagt hatte. Daraufhin entschied Linseng, daß Antis, sein jüngster Sohn, der Sprachgewandteste von ihnen werden würde. Von jenem Tag an, sagte Linseng, sei er der mächtigste seiner Söhne und würde in seinem Range gleich nach ihm selbst kommen.

Als sie hörten, was ihr Vater Linseng über Antis gesagt hatte, begannen alle seine Brüder, ihn zu hassen. Gemeinsam schnitten sie ihn mit ihren Federn, wodurch Antis ein schwanzloser Vogel wurde.

Nachdem sie Antis' Schwanz abgeschnitten hatten, gingen sie gemeinsam zu Linseng, um alle mit ihm zu kämpfen. Weil sie alle acht gleichzeitig mit ihrem Vater Linseng rangen, begann dessen Hals sehr zu schmerzen. Deshalb kann Linseng der Tarsier bis zum heutigen Tag seinen Hals ganz umdrehen und nach hinten sehen.

(Aus: Harrisson, T.: The Malohs of Kalimantan, Sarawak Museum Journal, Vol. XII Nos. 25-26 (New Series), 236-250; übertragen vom Autor dieser Arbeit.)

Danksagung

Mit dieser Arbeit möchte ich mich bei meinen Eltern dafür bedanken, daß sie mir dieses Studium ermöglichten. Mein Dank gilt ferner meiner Frau Inge "für's Teilen" und meinem Doktorvater, Herrn Prof. Dr. H. Sprankel nicht nur für Überlassung des Themas, sondern auch für seine unermüdliche Mit-hilfe bei der Organisation und für sein ständiges Mitdenken und Diskutieren. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft sei Dank für die Herrn Prof. Sprankel gewährte Sachbeihilfe, mit der diese Studie unterstützt wurde. Für die Gelegenheit in Sarawak forschen zu dürfen, bedanke ich mich beim Office of the Chief Minister Tun Datu Haji Abdul Rahman bin Yakub. Bedanken möchte ich mich auch bei den Curatoren Mr. Benedict Sandin und Mr. Lucas Chin sowie dem Stab des Sarawak Museums in Kuching für ständige Hilfe und Gastfreundschaft. Bei Frau Dr. Barbara Harrisson, Cornell University, Ithaca, New York für ihre große Hilfe bei der Organisation und bei Herrn Prof. Dr. Dr. H. Hager für die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes im Neurologischen Zentrum, Abteilung Neuro-pathologie an der Justus-Liebig-Universität Gießen.

Außerdem möchte ich mich besonders bei meinen Helfern bedanken, die in schönen und manchmal nicht leichten Phasen der Feldarbeit großartige Mitarbeiter gewesen sind. Ihre Namen sind: Anche, Baleng, Bintel, Bundik, Joseph, Kenon anak Tegi, Kiwai, Lian Labang, Mathew, Midol, Niclas, Noel, Panel, Philipp, Rita anak Thomas, Rudi, Samson anak Riyod, Sebab anak Ripid und Sitog.

Großen Anteil am Zustandekommen dieser Studie hatten in verschiedener Hinsicht die nachstehenden

Personen und Institutionen, bei welchen ich mich
hiermit herzlich bedanken möchte:

Dr. Eric Alfred, Curator of the National Museum of
Singapore,

Dr. J. A. R. Anderson, Forest Department, Kuching

Dr. T. R. Arulambalam, General Hospital, Kuching

Mr. B. A., Agricultural Research Centre, Semongok

Mr. und Mrs. John und Deborrah Best, Agricultural
Research Centre, Semongok

unsere leider viel zu früh verstorbene Freundin

Elisabeth M. Bulman, Oxford University

Mr. Paul Chai, Forest Department, Kuching

Dr. Fred Chou, Timber Research Institute, 7th Mile,
Kuching

Fräulein Cornelia Dambmann, Neurologisches Zentrum,
Justus-Liebig-Universität Gießen

Dr. D. Faust, Zoologischer Garten Frankfurt am Main

Dr. M. Fogden, Oxford University, Oxford

Dr. Karl Frogner, Field Museum of Natural History,
Chicago

Dr. C. P. Groves, Duckworth Institution, Anthro-
pological Department, Cambridge University,
Cambridge

Dr. E. A. Hill, British Museum of Natural History, London

Dr. J. E. Hill, British Museum of Natural History, London

Prof. Dr. W. C. O. Hill, Folkestone, Oakhurst

Dr. A. M. Husson, Rijksmuseum van de Natuurlijke
Historie, Leiden

Mr. und Mrs. Dr. Daniel und Elisabeth Kok, Kuching

Mr. Lim, Radiological Branch, General Hospital, Kuching

Dr. Robert D. Martin, University College London

Mr. L. S. V. Murthy, Forest Department, Kuching

Mr. und Mrs. Prof. Dr. John R. und Prue Napier, Uni-
versity College London und British Museum of
Natural History London

Naturhistorisches Museum Bern

Mrs. Gloria Noble, British Museum of Natural History
London

Prof. Dr. Wilfried Nölle, Botschaft der Bundesrepublik
Deutschland, Kuala Lumpur

Dr. Peter Ong Shak Foo, Pengarah Pertanian, Kuching

Dr. Pasupathy, Radiological Branch, General Hospital
Kuching

Herrn Oberwärter Franz Podolschack, Zoologischer
Garten Frankfurt am Main

Mr. Robert Ridu, F. R. E. S., Kuching

Dr. Renane Robert, ehemals General Hospital Kuching

Dr. June Rollinson, Musée National d'Histoire Na-
turelle, Brunoy

Rosenheim Museum, Stuttgart

Prof. Dr. Roland Sharma, University of Singapore

Prof. Dr. Dietrich Starck, Senckenbergische Anatomie,
Johann-Wolfgang-Goethe-Universität, Frankfurt

Dr. Heinz Stephan, Max-Planck-Institut für Hirnfor-
schung, Frankfurt

Dr. David Wells, Sekolah Sains Kajihayat, Kuala Lumpur

Mr. Roger Wee, Agricultural Research Centre, Semongok

Schließlich aber nicht zuletzt gilt mein Dank den
Damen und Herren der Neuropathologischen Abtei-
lung am Neurologischen Zentrum der Justus-Liebig-
Universität Gießen, welche mich so nett als Gast
integrierten.

Giessen, im Sommer 1974

Inhaltsverzeichnis

	Seite
1. Einleitung und Problemstellung	4
2. Material und Methoden	8
2.1. Herkunft und Anzahl der untersuchten Tiere	8
2.2. Biometrische Methoden	9
3. Ergebnisse und Diskussionen zur Biometrie und Systematik der Gattung <u>Tarsius</u>	31
3.1. Vorbemerkung	31
3.2. Merkmale des Felles und der Pigmentation	31
3.2.1. Helligkeitswert des Felles und Unterscheidung der Arten	34
3.2.2. Rot-Wert des Felles	39
3.2.3. Fellfarbe des Kinnes	45
3.2.4. Paranasales Fellzeichen	45
3.2.5. Fellfarbe der Anogenitalregion	47
3.2.6. Braune Fellmarke am Knie	49
3.2.7. Andere Merkmale der Pigmentation und Farbe	51
3.3. Schädellänge und andere kranio-metrische Vergleiche	53
3.3.1. Prüfung der Existenz von <u>T. syrichta fraterculus</u>	53
3.3.2. Prüfung auf Unterschied zwischen <u>T. syrichta syrichta</u> und <u>T. s. carbonarius</u>	54
3.3.3. Prüfung auf Existenz der Unterart <u>T. bancanus natunensis</u>	55
3.3.4. Prüfung kranio-logischer Unterschiede zwischen <u>T. b. bancanus</u>	

HORSFIELD 1821 und <u>T.b.</u> <u>borneanus</u> ELLIOT 1910	59
3.3.5. Prüfung auf Einheitlichkeit der Populationen von <u>T.s.</u> <u>spectrum</u> PALLAS 1778	59
3.3.6. Prüfung auf Existenz der Un- terart <u>T.spectrum pelengensis</u> SODY 1949	63
3.3.7. Prüfung auf Existenz der Un- terart <u>T.s.dentatus</u> MILLER und HOLLISTER 1921	64
3.3.8. Prüfung auf Existenz der Un- terart <u>T.s.pumilus</u> MILLER und HOLLISTER 1921	65
3.3.9. Prüfung auf Existenz der Un- terart <u>T.s.sangirensis</u> MEYER 1896	66
3.4. Andere Messungen am Körper von <u>Tar-</u> <u>sius</u>	70
3.4.1. Gewicht	70
3.4.2. Rumpflänge und Kopf-Rumpf- Länge	71
3.4.3. Schwanzlänge	72
3.4.4. Abstand zwischen Tastfläche und Schwanzquaste	76
3.4.5. Länge der Schwanzquaste	78
3.4.6. Totale Länge	79
3.4.7. Ohrlänge	79
3.4.8. Oberarmlänge und Humerus	79
3.4.9. Unterarmlänge und Ulna	83
3.4.10. Fingerlängen	86
3.4.11. Oberschenkel- und Femurlänge	92
3.4.12. Unterschenkel- und Tibiallänge	96

	Seite
3.4.13. Hinterfußlänge	99
3.4.14. Fußwurzel und Calcaneus	99
3.4.15. Totale Beinlänge	99
3.4.16. Messungen an Mittelfuß und Zehenballen	106
3.4.17. Zehenlängen	109
3.4.18. Funktionsmorphologischer Vergleich	116
3.4.19. Varianzanalyse und Omega- Quadrat-Koeffizient der Messungen an den Extremi- täten	119
4. Diskussion zur Phylogenie der renzenten Tarsier	121
5. Morphometrie des Wachstums	131
5.1. Der perinatale und frühe postna- tale Zustand von <u>T.bancanus</u>	148
5.2. Die Entwicklung vom neonaten zum adulten Zustand	150
5.2.1. Fellzeichnung und Farbe	150
5.2.2. Alter und Gewicht sowie Schlüsse zur Jahreszeitlich- keit der Reproduktion von <u>T.b.borneanus</u>	156
6. Prüfung auf die Existenz einer Auftei- lung der erwachsenen Männchen von <u>T.b.</u> <u>borneanus</u> in zwei soziologische Kathego- rien mit biometrischen Mitteln	167
7. Zusammenfassung	175
8. Literaturverzeichnis	179
9. Lebenslauf	193

1. Einleitung und Problemstellung

Grundlage dieser Untersuchung bildet im Anschluß an SIMPSON (1945) die Eingliederung der Koboldmakis in die Prosimier als Infraordo Tarsiiformes. HILL (1955) hatte die Tarsier aufgrund eines sehr eingehenden Vergleichs vieler Merkmale als Tarsioidea mit den Simiern zu den Haplorhini vereinigt. SPRANKEL (1965) wertete die Vergleiche nach der Forderung REMANES (1956) und stellte fest, daß "... bei kritischer Betrachtung nur drei äußere morphologische Merkmale" verbleiben, "von denen jedes für sich oder in Kombination für Tarsius allein charakteristisch ist und in der Wertung größtes Gewicht besitzt", nämlich (1) der Bau der Oberlippen-Nasenregion, (2) die relative Größe der Augen und (3) der Besitz eines Tast-Stütz-Schwanzes. Nach seinen Untersuchungen stellt er Tarsius in Obereinstimmung mit der Mehrzahl anderer Autoren zu den Prosimiern. So zeigte beispielsweise STEPHAN (1965 und 1967) anhand von vergleichenden Untersuchungen an Insektivoren- und Primatengehirnen, daß Tarsius durchaus zu den Prosimiern zu rechnen ist. Nur in einem untersuchten Hirnindex -dem Progressionsindex des Diencephalon- steht Tarsius syrichta in unmittelbarer Nähe der Hapalidae: gerade die Ähnlichkeiten von Hapale und Tarsius hatte HILL (1955) deutlich herausgestellt. Dies aber ist das einzige Merkmal des Gehirns, in welchem auch die anderen Prosimier und Simier weit überlappen, sodaß z.B. die Lemurini als typische Strepsirhini HILLS zwischen Aotes und den Hapaliden zu plazieren wären.

Hier bleibt noch STARCKs Feststellung (1954) anzuschließen, daß das Tarsius-Gehirn sogar, "abgesehen von der Reduktion olfaktorischer und der Hypertrophie optischer Gebiete einen Charakter zeigt, der primitiver ist, als der aller anderen Halbaffen".

WOOD-JONES (1929) hatte eine Abstammung der simischen Primaten einschließlich des Menschen von tarsiusähnlichen Vorfahren befürwortet, eine Auffassung, von der sich VON KOENIGSWALD noch 1962 nicht distanziert hatte. Diese phylogenetische Herleitung beruhte vornehmlich auf Ergebnissen von HUBRECHT (1897) und KEIDEL (1907) nach deren Untersuchungen an der Plazenta, dem Uterus und besonders der frühen Embryogenese von Tarsius. Neben besonders auffälligen, stark abgeleiteten Merkmalen finden sich bei den Tarsiern Züge, welche nicht nur für die Primaten, sondern sogar für die Mammalier archaisch zu nennen sind. Von ihnen sei hier die schuppenähnliche Struktur der Schwanzhaut genannt, welche HILL (1955) bei Tarsius spectrum beschrieb, und welche von T. bancanus in dessen Ontogenese rekapituliert wird (SPRANKEL, 1965, eigene Beobachtung).

Mit HOFER (1962) können wir "Tarsius als phylogenetisch sehr alten Typus auffassen. Neben außerordentlich ursprünglichen Merkmalen z.B. im Backengebiß, treten extrem spezialisierte Kennzeichen auf, die mit der Lebensweise in Einklang zu bringen sind. Diese Merkmalskombination ist als Anzeichen für einen sehr frühen phyletischen Ursprung und ein langes Verharren in der Ausdifferenzierung der eingeschlagenen Spezialisierung zu werten". Hier nennt HOFER neben der morphologischen Untersuchung den ethologisch-ökologischen Aspekt und spricht ferner die Spezialisierung von Tarsius an. Zusammenfassend sind diesbezüglich drei Faktoren besonders hervorzuheben:

- 1) Die nächtliche Lebensweise
- 2) Die vertiko-vertikale Sprungbipedie und aufrechtes Sitzen auf einem Tast-Stütz-Schwanz
- 3) Der Nahrungserwerb durch Beutesprung.

Bereits diese kleine Aufstellung zeigt, daß die ein-

zelen Faktoren nicht isoliert zu bewerten sind, sondern daß sie phyletisch und funktionell gemeinsam betrachtet werden müssen.

Bei Tarsius besteht eine auffällige Diskrepanz zwischen der umfangreichen Diskussion seiner Phylogenie und systematischen Stellung und dem geringen Ausmaß unserer Kenntnisse seiner Ökologie, Ethologie und auch Morphologie, soweit diese über eine bloße Beschreibung hinausführt. HILL (1951, 1953a, 1953b, 1955, 1958, 1972) hat in seiner monographischen Arbeit und in anderen Studien umfangreiches morphologisches Material zusammengetragen, doch fehlen bisher völlig solche Aussagen zur Systematik der rezenten Tarsier, welche auf vergleichend biometrischen Analysen und statistischen Sicherungen beruhen. Eine Überprüfung der Unterarten erschien aus gleichem Grunde angebracht. Schließlich fehlen morphologische Befunde, welche ökologische und ethologische Interpretationen zulassen; lediglich SPRANKEL (1965) hat hierzu Ergebnisse veröffentlicht, nämlich zur ethologischen Wertigkeit bestimmter Merkmale des Schwanzes bei zwei der drei Arten.

CHIARELLI (1973) schreibt über das "biological criterion" (MAYR, 1963) einer Art: "...the aspect of "behaviour", which in all vital manifestations unites the individuals of one species and distinguishes them from others...". Da aber auch alle morphologischen Merkmale "vitale Manifestationen" sind, bilden die drei oben genannten Gebiete eine biologische Einheit, welche hier von der Seite der Funktionsmorphologie angegangen werden soll. Mit CHIARELLI sollten statistische Beschreibungen den typologischen Aspekt ersetzen (wogegen wir meinen, daß "ergänzen" die passendere Vokabel wäre) und somit eine genauere Definition der Arten

und Unterarten zulassen als dieses bisher möglich war.

So wie PREUSCHOFT (1971) aus morphologischen Daten von Fossilmaterial von Megaladapis Schlüsse zu dessen Lokomotion ziehen konnte, so wird hier durch multivariaten Vergleich auf andere Aspekte der Funktionsmorphologie geschlossen.

2. Material und Methoden

2. 1. Herkunft und Anzahl der untersuchten Tiere

Tarsier aller drei Arten, aller Altersstufen und bei-
der Geschlechter konnten wir zunächst aus folgenden
Privatsammlungen vermessen:

- 1) 20 Tiere (Prof.Dr.W.C.O. Hill)
- 2) 14 Tarsius syrichta (Dr.Robert D. Martin)
- 3) 1 T.bancanus (Prof.Dr.John Napier. Es handelt
sich um das in: Napier und Walker, 1967, plate
1 abgebildete Exemplar.)
- 4) 21 T.bancanus und T.syrichta (Prof.Dr.H. Sprankel)
- 5) 4 Skelette von T.syrichta (Prof.Dr.D. Starck)

Ferner hatten wir Gelegenheit, Exemplare der Gattung
Tarsius bei den folgenden Museen und anderen Institu-
tionen zu begutachten und deren Daten aufzunehmen:

- 6) 18 T.bancanus (Sarawak Museum)
- 7) 31 Individuen aller drei Arten (British Museum of
Natural History)
- 8) 6 Tarsier (Skolah Kajihayat, Malaya Universiti)
- 9) 63 Individuen (Rijksmuseum van de Natuurlijke
Historie)
- 10) 2 Tarsier (National Museum Singapore)
- 11) 1 T.syrichta (University of Singapore)
- 12) 3 T.syrichta (Zoologischer Garten Frankfurt)
- 13) 3 T.spectrum (Duckleworth Institution, Cambridge
University)
- 14) 1 T.syrichta (Naturhistorisches Museum Bern)
- 15) 4 T.bancanus (Rosenheim Museum Stuttgart)
- 16) 92 T.bancanus (eigene Fänge mit Nylon-Vogelnetzen
in der Nähe der Stadt Kuching in den Gebieten
Semongok und Matang, Borneo, 2⁰ nördliche Brei-
te, 110 1/2 ⁰ östliche Länge, zumeist in sekun-
därem Dschungel.)

Ausgewählte Maße von 20 Individuen wurden aus HILL (1955) übernommen, soweit diese nicht mit jenen identisch waren (Identifikation durch Registernummer), die der Autor selbst in Augenschein nehmen konnte. Die Schwanzmaße von 14 Tarsiern wurden von KIESEL (1968) übernommen sowie kranimetrische Daten von DAVIS (1962).

Insgesamt gingen 310 Individuen der Gattung Tarsius in die Berechnung ein, welche sich auf die drei Arten wie folgt verteilen

<u>Tarsius</u> <u>syrichta</u> :	44	Exemplare
<u>T.</u> <u>bancanus</u> :	219	"
<u>T.</u> <u>spectrum</u> :	32	"
unbestimmt :	15	"

Da es sich bei den drei Arten zum Teil um Lebendmaße, um Daten von konservierten Tieren, von Bälgen und von teilweise sogar nur fragmentarischen- Skeletten oder auch lediglich um Schädel handelt, sind der Vergleichbarkeit der Daten, insbesondere von Teilgruppen des Materials, entsprechende Grenzen gesetzt.

2. 2. Biometrische Methoden

Von diesen Tarsiern wurden 113 Merkmale möglichst vollständig durch Klassifikation charakterisiert oder durch Messung oder Schätzung quantifiziert. Der in Abb. 1 dargestellte Formbogen soll im einzelnen geschildert und begründet werden. Die auf dem Formular eingetragenen Daten wurden für die Auswertung später auf Lochkarten übertragen. Jeder Formbogen ist durch 3 solche Datenkarten repräsentiert. Zunächst wurde entweder jedem Individuum eine Protokollnummer (Record No.) zugeordnet oder, beim Wiederfang von in Freiheit lebenden, mit Vogelringen gekennzeichneten Tarsiern, dem entsprechenden Fang eine solche Nummer zugewiesen, auch dann, wenn der Wiederfang bereits einen Tag nach dem Erstfang geschehen war. Die Protokollnummer ist

Tarsiusproject - Justus-Liebig-University, Giessen

Please encircle or fill in. Please take all measurements with stickruler.

Name of institute, person, museum, zoo, where the specimen originates from:

Your registration number: _____

DO NOT FILL IN UNDERLINED QUESTIONS AND BRACKETS

1-3 Record No.: (_____)

4 Card No.: (_____)

5 Species: Tarsius bancanus 1
 Tarsius syrichta 2
 Tarsius spectrum 3

6,7 Initials: (_____)

8-10 Year: _____

11-12 Month: _____

13-14 Daytime: (_____)

15-17 Ring-No.: (_____)

18-19 Locality: Kuching 01, Seomongok 02, Matang 03
Serian, Betong 04, Sibu, Rajang 05, Niah, Baram 06
Sabah, Brit. N. Borneo 07, Natuna 08
Sumatra, Bangka 09, Celebes 10, Mindanao 11
12 13 14 15

Name of Locality if not mentioned above: _____

20-22 Net No.: (_____)

23 Weather: (bad 1, middle 2, fair 3)

24-26 Length of jump intended: (_____)

27-28 Tree A: (_____)

29-30 Tree B: (_____)

31-33 Height above ground: (_____)

34 Sex: Male 1, Female 2

35 Age: embryo 1, infantile 2, juvenile 3, immat. 4, adult 5

36 (frei 1, behalten 2, tot 3, konserviert 4)

38 (wehrt sich: nein 1, ja 2, stark 3)

37 (schwach 1, stark 2, ? = blank)

39 (urinates when handled: ja 1, nein 2)

Abb.1: Formbogen zur Registratur der Individuen und Fänge mit zum Teil codierten Meß- und Schätzwerten.

Tarsius project page - 2 -

- 40 (Passes motion when handled: ja 1, nein 2)
41 (Stool preserved: ja 1, nein 2)
42 (Drinks when released: ja 1, nein 2)
43 (Eats when released: ja 1, nein 2)
44 obviously sick: yes 1, no 2
45 (an Hand im Netz verletzt: ja 1, nein 2)
46 (am Fuss im Netz verletzt: ja 1, nein 2)
47 (durch Ring im Netz verletzt: ja 1, nein 2)
48 infested by ectoparasites: yes 1, no 2
49 infested by endoparasites: yes 1, no 2
50 female genital: small 2-3 mm 1, middle 4-5 mm, bigger 3
51 female genital: reddish 1, skin coloured 2
52 tits at mammae: _____mm
53 pregnant: yes 1, no 2, MALES AND ?? LEAVE BLANK
54 penis: short 1, middle 2, long 3
55 circumanalregion swollen: yes 1, no 2
56-57 length of left testis: _____mm
58-59 length of right testis: _____mm
60 (fur colour: fair 1, middle 2, dark 3)
61 (fur colour: rather grey 1, sand-creme 2, ochre 3
orange 4, brown 5)
62 orange basis of ear : yes 1, no 2
63 patches in ear: no 1, few 2, many 3
64 chin: white 1, creme 2, orange 3
65 black left and right on nose: yes 1, no 2
66 anogenital fur: white 1, grey 2, creme 3
67 brown patch at knee present: yes 1, no 2
68 (colour of iris: grau-blau 1, eher grün 2, eher orange 3
orange 4, anders, wie?: _____)
69 tail pigmented: everywhere 1, only dorsally 2
only sensitive area fairer 3
70 processus occipitale: not present 1, small 2, middle 3, big 4
71 proc. occip.: round 1, pointed 2 IF NOT PRESENT LEAVE BLANK
72 scars at tail : no 1, yes 2 73 scars at ears: no 1, yes 2
74 scars at lips : no 1, yes 2 75 scars at hands: no 1, yes 2
76 scars at feet : no 1, yes 2 xx xxxxx xx xxxxx xx x xxx x
77 incisors resp. lower canines: sharp 1, blunt 2
78 any teeth broken or missing: no 1, yes 2 (describe: _____)
79-80 length of head NOT SKULL: _____mm

Abb.1: Fortsetzung.

Tarsius project page - 3 -

1-3 Record No.: (_____)

4 (Card No.: 2)

5-7 Weight: _____ g

8-9 Skull length: _____ mm

10-12 Body: _____ mm

13-15 Head and Body, Kk: _____ mm

16-18 Tail: _____ mm

19-21 Sensitive area of tail with papillary ridges: _____ mm

22-24 From there to tuft: _____ mm

25-27 Tuft: _____ mm

28-30 Length, total : _____ mm

31-32 Ear: _____ mm

STARTING FROM COLOUMN 33 THERE APPEAR ALTERNATIVE MEASUREMENTS. PLEASE INDICATE THE MEASUREMENT YOU FILL IN BY
CANCELLING THE MEASUREMENT YOU DO NOT TAKE.

33-34 upper arm OR humerus: _____ mm

35-36 forearm OR ulna : _____ mm

37-38 upper leg OR femur : _____ mm

39-40 lower leg OR tibia : _____ mm

41-42 hindfoot: _____ mm

43-44 "foot-root" OR calcaneus: _____ mm

45-47 leg, total: _____ mm

48-49 (pad at first toe: (_____ mm)

50-51 (interdigital pad I : (_____ mm)

52-53 (interdigital pad II plus III : _____ mm)

54-55 1. finger: _____ mm 64-65 1. toe: _____ mm

56-57 2. " : _____ mm 66-67 2. " : _____ mm

58-59 3. " : _____ mm 68-69 3. " : _____ mm

60-61 4. " : _____ mm 70-71 4. " : _____ mm

62-63 5. " : _____ mm 72-73 5. " : _____ mm

(Record No.: _____, Card No.: 3, Initials: _____)

hand- and footprints:

I le _____, ri _____

I : le _____, ri _____

II le _____, ri _____

II plus III: le _____, ri _____

III le _____, ri _____

Th-Foot : le _____, ri _____

IV le _____, ri _____

Hp-Foot : le _____, ri _____

H le _____, ri _____

IV : le _____, ri _____

Th le _____, ri _____

Comment: _____

Abb.1: Schluß.

keine Variable und wurde nicht vom Computer verarbeitet. Die Spalten auf der Datenkarte, welche durch eine Variable beansprucht werden, sind im Formbogen an den vor dieser Variablen stehenden Zahlen zu erkennen.

Als erste Variable wird die Artangabe (Species) aufgeführt. Jede der drei Arten erhielt eine Codennummer, für deren Größe es bezüglich aller Variablen gemeinsam keine strikte Logik gibt, wenn diese auch zur Prüfung bestimmter Hypothesen im Einzelfall durchaus gegeben ist (siehe 3. 4. 19.). Die beiden nächsten Spalten der Datenkarte sind mit den Initialen (Initials) der namentlich gekennzeichneten Tiere beziehungsweise mit Kennbuchstaben für bestimmte Individuengruppen besetzt. Das Jahr (Year), in welchem der Tarsier gefangen wurde, ist zur Platzersparnis durch 3 Stellen gekennzeichnet. Hier bezeichnet die Ziffer 000 das Jahr 1800, die Ziffer 001 das Jahr 1801 und die Zahl 173 das Fangjahr 1973. Der Fangmonat (Month) sollte zur Klärung jahreszeitlicher Korrelate dienen, die Tageszeit (von 00 h bis 24 h) zur Erhellung tageszeitlicher Abhängigkeiten beitragen.

Die Nummer der beringten und wieder freigelassenen Tarsier gibt die letzten 3 Stellen der auf dem Ring eingepprägten Zahl an. Für die Einteilung des Fangortes wurde auf eine logische Codierung -etwa nach Himmelsrichtungen- verzichtet, da diese für die ganze Gattung nicht sinnvoll war. Die Angabe der Netznummer ist für eine andere Untersuchung am gleichen Material von Bedeutung und braucht hier keine Beachtung finden. Das Wetter (Weather) wurde je nach Bewölkungsdichte (was Sonnen- und Mondschein impliziert) und nach Niederschlag zur Klärung ethologischer und ökologischer Fragen in 3 Kategorien eingeteilt. Wind wurde hier nicht berücksichtigt. Er erlangt für das Verhalten

der Tarsier wohl auch nur in Einzelfällen Bedeutung. Außer dem Geschlecht (Sex) wurde das Alter der Tiere zur Klärung von Wachstumskorrelaten in 5 Klassen eingeteilt. Hierbei umfaßt das Wort "embryon" auch alle Foeten bis zur Geburt. Für die anderen Klassen gelten -soweit das Gewicht von Tarsius bancanus bekannt war- die folgenden oberen Grenzen:

infantil	bis etwa	35 g
juvenil	" "	65 g
immature Männchen	" "	105 g
immature Weibchen	" "	100 g
adult	darüber	

Das Stadium des Adulten wurde jedoch bei dieser Art auch abhängig gemacht vom Reifezustand der äußeren Genitalien und von der Größe beziehungsweise Sichtbarkeit der Mammillen. Bei den beiden anderen Arten und Museumsmaterial ohne Gewichtsangabe haben wir nach den Erfahrungen an T. bancanus subjektiv geschätzt, was zwar den "Meßfehler" vergrößert, was sich aber statistisch kaum auswirkt. Infraglichen Fällen wurde die Altersangabe weggelassen. Des weiteren werde ich hier nur Variablen besprechen, welche in dieser Studie Verwendung finden.

Die Variablen 34 und 35 geben die auf die Richtung der Körperachse bezogene größte Länge der Testes an. Von großer systematischer Bedeutung sind in der Literatur Farbbeschreibungen des Felles. Auf ihr beruhen großenteils die Einteilungen nicht nur in Arten, sondern besonders in Unterarten. Um die bisherigen Angaben einer Prüfung zu unterziehen, wurden bestimmte Charakteristika ausgewählt. Zunächst wurde der Gesamteindruck der Helligkeit des Felles (60 fur colour) in 3 Schätzwerte unterteilt:

hell $\hat{=}$ 1, mittel $\hat{=}$ 2 und dunkel $\hat{=}$ 3.

Unabhängig davon gibt die nächste Variable der Fellfarbe (61 für colour) von "eher grau" über "sand-cremefarben", "ocker" und "orangefarben" bis hin zu "braun" einen Wert für die Intensität der roten Farbstoffe im Fell der Tarsier an. Bei diesen Schätzungen gingen nur solche Exemplare in die Rechnungen ein, die wir selbst begutachten konnten. Zur Kontrolle und Feststellung des subjektiven Fehlers habe ich Tarsier, welche ich nur einmal gesehen und diesbezüglich bewertet hatte (Museumsmaterial) nach 9 Monaten und ohne mir die Erstprotokolle noch einmal anzusehen, erneut begutachtet. Der Vergleich der Erst- und der Zweitprotokolle ergab Unterschiede von etwa 8 %, was bei 3 beziehungsweise 5 Klassen der beiden Variablen nicht immer als tolerierbarer Fehler anzusehen ist, und was die schlechte Reproduzierbarkeit von Farbschätzungen bei selbst nur einer Person demonstriert.

Das Vorhandensein eines orangefarbenen Ohrgrundes (orange basis of ear), welcher durch die starke Färbung von Außen- und Mittelohrsekreten zustandekommt, könnte soziale oder sexuelle Korrelate aufweisen. Darüberhinaus bestand die Frage, ob die Aktivität der Sekretdrüsen -eventuell mit den genannten Faktoren verknüpft- mit bestimmten Altersklassen in Verbindung zu bringen sei. Die Frage, ob die Ohrmuschel Flecken aufweist (patches in ear) und wieviel, hat möglicherweise auch Beziehungen zum Gesundheitszustand der Tiere, da man eventuell statistisch von ihnen auf den Grad der Pflege beziehungsweise auf die Vernachlässigung des eigenen Körpers schließen könnte.

Als weitere Kennzeichen des Felles wurden aufgeführt: die Kinnfarbe (chin), das Vorhandensein eines paranasalen, schwarzen Nasenzeichens (black left and right on nose), die Fellfarbe der Anogenitalregion, sowie



Abb.2: Meßstrecke der Prosthion-Opisthocranium-Länge
(aus HILL, 1955).

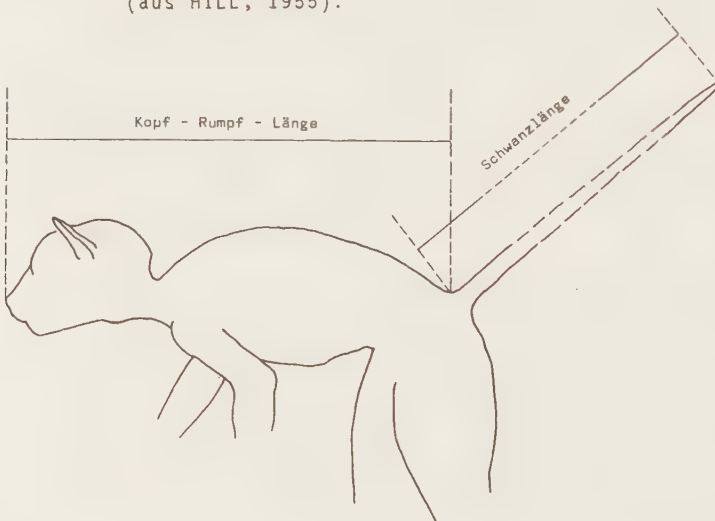


Abb.3: a) (oben) Kopf-Rumpf-Länge in üblicher Meßweise,
bei Tarsius mit maximal dorsal gehobenem Kopf.
Schwanzlänge von Schwanzwurzel bis Schwanzspitze.
b) (rechts) Kopflänge, Rumpflänge in natürli-
cher Haltung; verschiedene Extremitätenmaße.

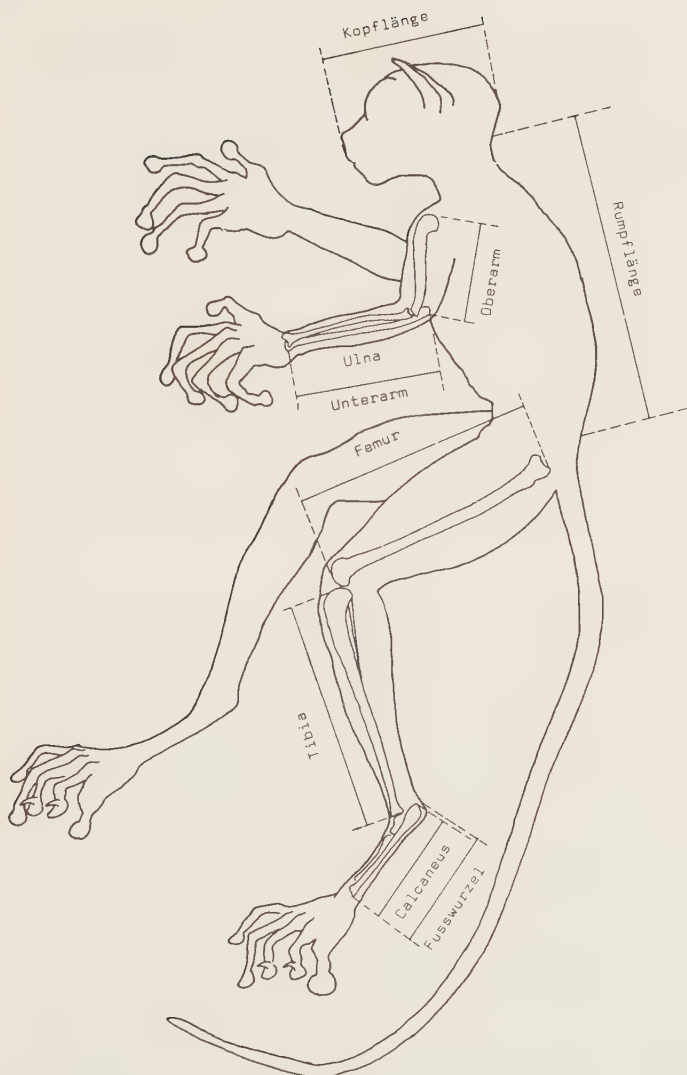


Abb. 3b

die Prüfung, ob eine brauner Fleck am Knie der Tarsier erkennbar war oder nicht (brown patch at knee). Die Augenfarbe (colour of iris) heranwachsender Tiere ändert sich bis zum Erwachsenenalter. Um hier eventuell vorhandene Regelmäßigkeiten zu erkennen, wurden 4 Farbstufen gewählt. Die Schätzwerte waren hier leichter definierbar als beim Fell, sodaß man annehmen kann, daß sich Fehlschätzungen zu Werten addieren, welche nur geringfügig über null liegen; hier sind also statistisch zuverlässige Werte zu erwarten.

Bei der Codierung der Pigmentationszustände des Schwanzes (tail pigmented), welche bei den Arten unterschiedlich ist, traten besondere Schwierigkeiten auf. Die Klassifizierungen: überall $\hat{=}$ 1, nur dorsal $\hat{=}$ 2 und nur Tastfläche heller $\hat{=}$ 3 werden den tatsächlichen Verhältnissen nur annähernd gerecht, doch wurde geprüft, ob dennoch gewisse Signifikanzen erkennbar waren.

Als erste der Meßstrecken wird die Länge des Kopfes angegeben. Sie bezieht sich auf lebendes oder ganz fixiertes Material und wurde an der größten Länge von Nasenspitze bis Hinterhaupt ohne occipitales Fell gemessen. Nach dem Gewicht der Tiere (weight) wurde die größte Länge des Schädels von Prosthion zu Opisthocranium auf ganze Millimeter auf- oder abgerundet angegeben (siehe Abb.2). Die Länge des Rumpfes (body) und die Kopf-Rumpf-Länge (head and body) wurde, wie alle Maße an lebendem oder fixiertem Material, mit dem Stab, nicht mit dem Band gemessen. Das erste der beiden Maße gibt die Entfernung von der Basalregion des Occiput bis zum Beginn der Schwanzwurzel an, welches man am besten durch dorsales Abbiegen des Schwanzes ermittelt (Abb.3a), während das zweite die Entfernung Nasenspitze - Schwanzwurzel in üblicher Weise bezeichnet (Abb.3a). Es wurden ferner die folgenden Maße des

Schwanzes gewählt: 1) Die gesamte Schwanzlänge von der Wurzel bis zur Spitze ohne Haare, was nur durch dorsales Anlegen des Stabes gemessen werden kann, 2) die Länge der Tastfläche, welche sich durch feine Papillarleisten auszeichnet, 3) von deren distalem Ende bis zum Beginn der Schwanzquaste und 4) schließlich die Länge der Quaste selbst von deren proximalem Anfang bis zur Schwanzspitze, wiederum ohne Berücksichtigung der überstehenden Haare. Die Länge des ganzen Tieres (total length) sollte bei genauer Messung mit der Summe aus Kopf-Rumpf-Länge und Schwanzlänge übereinstimmen. Das größte Maß des Ohres (ear) ist jenes von der Concha bis zur Spitze der Pinna. Hierbei war darauf zu achten, daß das Ohr maximal gestreckt und bei der Messung nicht zu weit rostral gebogen wurde, was die Meßstrecke verringert hätte. (Abb.4)

Bei den Maßen der Extremitäten wurden im Formbogen Alternativen angegeben, ob es sich um eine Messung an einem Körper oder um ein Knochenmaß handelte. Zunächst sollen hier die Maße an lebenden oder fixierten Exemplaren besprochen werden. Notwendigerweise muß hierbei von äußerlich sichtbaren oder eindeutig zu fühlenden Meßpunkten ausgegangen werden. In der Abb.3b sind die Maße des Oberarms (upper arm) und des Unterarms (forearm) eingezeichnet und jene des Oberschenkels (upper leg) und Unterschenkels (lower leg) angegeben. Die Länge des Fußes (hindfoot) wurde bei gestrecktem Mittelfuß und Zehen von der proximalen Spitze des Calcaneus bis zur Spitze der Zehenbeere des 4. Strahles gemessen (Abb.5). Für die Länge der Fußwurzel ("foot-root") wurde das Lebendmaß bestimmt wie in Abb.3b verlangt. Für die Knochenlängen der Teile der Extremitäten, welche auf den Datenkarten gesondert gelocht wurden, gilt jeweils das längste Maß bei planparalleler



Abb.4: Größte Länge des Ohres; vgl. Text (aus HILL, 1955).



Abb.5: Meßstrecke der Länge des Hinterfußes, im dargestellten Beispiel nach der Aufnahme eines neonaten Individuums.

Projektion, so wie sie in der Röntgenaufnahme erreicht wird, wenn die Strahlen genügend parallel sind (großer Abstand von der Röhre und möglichst geringer Abstand von Objekt zu Film). Auf weitere Meßstrecken zwischen anthropologischen Meßpunkten mußte aus zwei Gründen verzichtet werden. Röntgenaufnahmen lassen erstens oftmals einige solcher Messungen nicht zu. Doch mußten zweitens die aus Röntgenaufnahmen gewonnenen Daten wegen des zahlenmäßig sehr geringen Skelettmaterials Verwendung finden. Da die maximalen Knochenlängen der Extremitäten zuverlässig ermittelt werden konnten, wurden sie mit den entsprechenden Meßwerten an Skeletten vereinigt. Als Beispiel sind in Abb.3b die Längen von Femur und Tibia bezeichnet. Für die Röntgenaufnahmen der Tarsier haben sich bei allen drei verwandten Strahlenkameras die angeführten Daten als günstig herausgestellt:

Spannung	40	kV
Leistung	3	mAs
Belichtungszeit	0,4	s
Abstand Röhre-Film	100	cm

Es ist wegen der Feinheit der Spongiosabälkchen empfehlenswert, die Strahlen durch Blenden scharf zu bündeln und gegen eine Verzeichnung trotz der Kleinheit der Objekte den Abstand von der Röhre zum Film nicht zu verringern. Im Fall zweier wenig ossifizierter Jungtiere wurde die Bestrahlungszeit auf 0,2 s und die Leistung auf 2 mAs gesenkt.

Die Gesamtlänge des Beines konnte fast ausschließlich nur bei lebenden Tarsiern gemessen werden. Sie gibt bei maximaler Streckung der Hinterextremität die Entfernung vom proximalen Ende des Oberschenkels bis zur apikalen Spitze der Zehenbeere des 4. Strahles an. Ferner wurden die Größen der Großzehenbeere (pad at first

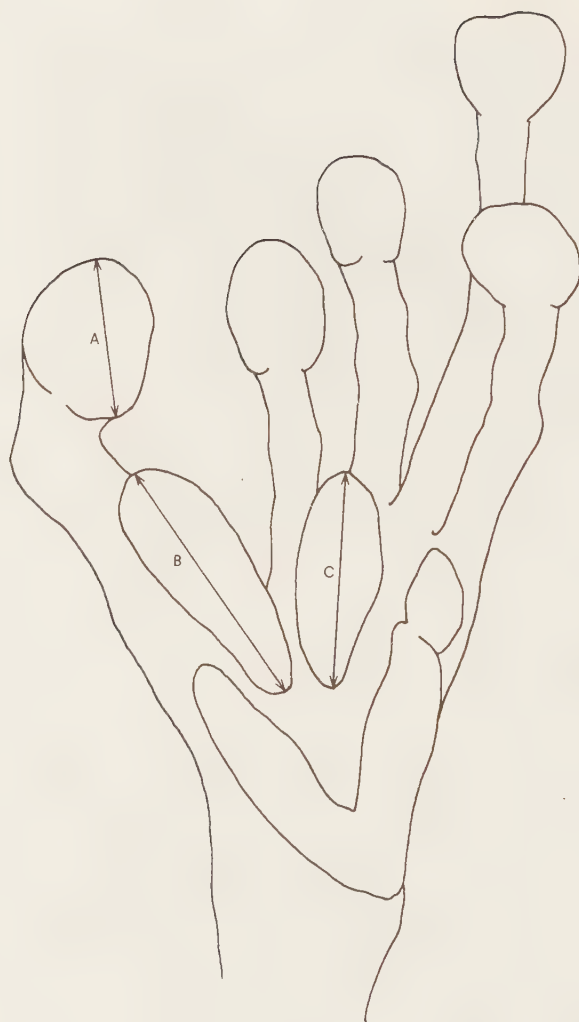


Abb.6: Meßstrecke der Großzehenbeere und der Interdigitalballen I und II+ III.

toe) (A) und die Interdigitalballen (interdigital pad) I (B) und II+III (C) festgestellt. Ihre größten Ausdehnungen sind in Abb.6 enthalten.

Auf der zweiten Datenkarte sind als letztes die Längen der Phalangen an der Vorder- und Hinterextremität aufgeführt. Da sich auch ohne Anzeichen pathologischer Veränderungen die Maße linker und rechter Strahlen geringfügig unterscheiden konnten, wurde wie folgt verfahren: Ganze Millimeter wurden gemessen, halbe dagegen geschätzt. Ergab sich auf diese Weise als Beispiel für einen beliebigen Strahl rechts das Maß 18 mm und links 18,5 mm, so wurde auf 18 mm abgerundet, da das Mittel 18,25 mm gewesen wäre und wir es für sinnvoll erachteten, für beide Körperseiten in der Codierung nur einen Wert zuzulassen. Aufgerundet wurde, wenn die Meßwerte zum Beispiel zwischen 18,5 mm und 19 mm lagen oder wenn sie beide den selben Zwischenwert darstellten. Die dadurch auftretende geringe Verfälschung wirkt sich bei allen Teilstichproben gleich aus und beeinflusst daher nicht die Genauigkeit der vergleichenden Ergebnisse. Der kleine auftretende Fehler des Mittelwertes ist geringer als jener, welcher bei vergleichbar großen Stichproben bei der Angabe von nur ganzen Millimetern ohne die Schätzung der Zwischenwerte auftritt. Die Angabe von 1/10 mm bei Lebendmaßen der Finger wurde als nicht erreichbare Genauigkeit der Messung unterlassen.

Das Formblatt schließt mit den auf der dritten Datenkarte gestanzten Werten, welche in dieser Studie nicht ausgewertet wurden und eventuell mit einem Kommentar. Insgesamt konnten auf diese Weise etwa 7'100 Daten zusammengetragen werden. Sie wurden in einer elektronischen Rechenanlage (Control Data 3300) vom Autor am Rechenzentrum der Universität Gießen den nachstehenden Operationen unterworfen.

Zunächst wurden sämtliche Daten zum Zweck der Kontrolle und etwaiger Korrekturen und ohne zu rechnen aufgelistet und ausgedruckt (FOCK et.al., 1970). Anhand dieser Liste wurden sämtliche Karten zur Korrektur gelesen und Fehler durch entsprechendes Neustanzen der Lochkarten beseitigt. Um eventuelle alphabetische Fehllochungen zu finden, wurde das kleine im Anschluß mit Steuerkarten dargestellte Prüfprogramm in FØRTRAN IV geschrieben:

```

Job,...
SCHED,...
FTNU(L,X,S)
      DIMENSION I(113)
      DØ 100 M=1, (Anzahl der Tarsier)
      WRITE (61,3) M
3     FØRMAT (I6)
      READ (60,1) (I(N),N=1,Anzahl der Tarsier)
1     FØRMAT (Format der Einleseanweisung)
      WRITE (61,1) (I(N),N=1,Anzahl der Tarsier)
100  WRITE (61,2)
2     FØRMAT(1X,Anzahl der Tarsier(1H-))
      END
X,LGØ

```

.....
 Datenkarten

.....
 EØF-Karte

Das Programm druckt alle im Bezug auf das vorgegebene I-Format fehlerfreien Datenkarten aus und nummeriert die Tiere. Trennung der Individuen erfolgt durch Strichelung, wie die Schreibanweisung WRITE (61,2) angibt. Bei der ersten falschen Datenkarte unterbricht das Programm und druckt diese mit einer Fehlermeldung aus. Nach deren Korrektur muß der Programmlauf wiederholt werden um zu sichern, daß sich keine weiteren Fehler im Kartendeck befinden.

Für die verschiedenen, später durchgeführten Rechenprogramme wurden die nun fehlerfreien Datenkarten der Tiere nach Arten, adulten beziehungsweise nicht adulten Individuen und nach männlichen und weiblichen Tieren getrennt. Bei den adulten Weibchen erfolgte ferner eine Aufspaltung in gravide und nicht gravide Exemplare. Tab. I gibt die so entstandenen Gruppen an.

Tab. I

ad = adulte Tarsier, juv = Jungtiere, oA = ohne Altersangabe.
ma = männlich, we = weiblich, oG = ohne Geschlechtsangabe.

T.unbest. = unbestimmte Tarsier

Anzahl der Tiere in
der betreff. Gruppe

Art	Alter	Geschlecht	Anzahl der Tiere in der betreff. Gruppe
<u>T.bancanus</u>	ad	ma	64
"	ad	we ohne Gravide	66
"	ad	we Gravide	8
<u>T.syrichta</u>	ad	ma	10
"	ad	we	18
<u>T.spectrum</u>	ad	ma	9
"	ad	we	7
<u>T.bancanus</u>	ad	oG	19
<u>T.syrichta</u>	ad	oG	7
<u>T.spectrum</u>	ad	oG	7
T.unbest.	ad	ma	2
"	ad	we	5
"	ad	oG	5
<u>T.bancanus</u>	juv	ma	27
"	juv	we	24
<u>T.syrichta</u>	juv	ma	2
"	juv	we	1
<u>T.spectrum</u>	juv	ma	4
"	juv	we	2
<u>T.bancanus</u>	juv	oG	7

Fortsetzung von Tab. I:

Art	Alter	Geschlecht	Anzahl der Tiere in der betreff. Gruppe
			+ 294
<u>T.syrichtha</u>	juv	oG	5
<u>T.spectrum</u>	juv	oG	3
T.unbest.	juv	ma	1
"	juv	oG	1
<u>T.bancanus</u>	oA	oG	4
<u>T.syrichtha</u>	oA	oG	1
T.unbest.	oA	oG	1
zusammen			310 Tarsier

Die Gruppe "unbestimmte weibliche Jungtiere" und "T.spectrum ohne Alters- und ohne Geschlechtsangabe" waren nicht besetzt. Ebenfalls traten keine graviden Weibchen der Arten T.syrichtha und T.spectrum auf, da sich Graviditäten an teilweise exenteriertem Material, Bälgen und Skeletten nicht feststellen ließen. Dies ist indessen kein besonderer methodischer Nachteil, da die trächtigen Weibchen lediglich wegen der verschobenen Gewichtsrelationen in manchen Rechengängen abgesondert wurden.

Die Aufteilung nach den drei Kriterien hatte folgende Gründe:

- 1) signifikante Unterschiede zwischen den Arten oder Unterarten zu finden,
- 2) Geschlechtsdimorphismen festzustellen und
- 3) die Jungtiere gesondert zu behandeln, weil sie viele Variablen in Mittelwert und Verteilung verfälschen würden.

Des weiteren konnten die ersten beiden Fragestellungen für die Jungtiere gesondert beantwortet werden. Durch Zusammenlegung bestimmter Gruppen (siehe unten) sollten

dann Gemeinsamkeiten beispielsweise jeweils einer Art in beiden Geschlechtern gegenüber denjenigen Gemeinsamkeiten beider Geschlechter einer anderen der drei Arten aufgesucht werden.

Im Einzelnen wurden 4 der in der Programmbibliothek des Gießener Rechenzentrums vorhandenen Programme vom Autor benutzt:

Das Programm NRPM (GEBHARDT, 1972) prüft die einzelnen Variablen auf Normalverteilung. Es druckt die Mittelwerte, Standardabweichung und Varianz aus sowie die Steilheit der 3. und 4. Stichprobenmomente, die Schiefe der Verteilung und gibt den positiven oder negativen Wert des Exzesses der aus der Stichprobe ermittelten Verteilungsfunktion an.

Mit dem zweiten Programm KØRJ (JUNGBLOED, 1973) wurden die Produkt-Moment-Korrelationen für alle 113 Variablen untereinander berechnet. Es werden die Anzahl der jeweils eingehenden Meßwertpaare angegeben und Indizes für Irrtumswahrscheinlichkeit p kleiner als 0,050 und p kleiner als 0,010 ausgedruckt. Nur in Fällen, in denen nicht signifikante Ergebnisse zu einer definitiven Aussage führten, wurden sie ebenfalls herangezogen. Mittelwerte, Standardabweichung und Varianz werden auch in diesem Programm ausgedruckt, was in jenen Fällen von Bedeutung war, in denen die für die Berechnung benutzten Gruppen nicht mit jenen des Programms NRPM identisch waren.

Das als drittes verwendete Programm HISTØ (DIXON, 1970) berechnet Häufigkeitstabellen, gibt die absoluten und relativen Häufigkeiten einzelner Werte an und druckt ein Häufigkeitshistogramm mit dem Schnelldrucker in graphischer Annäherung.

Für dieses und auch für die voranstehenden Programme ist bezüglich der meisten einstelligen Variablen zu bedenken, daß sie keine Meß- oder Schätzwerte darzustellen brauchen, sondern Codierungen bestimmter Charakteristika sein können. Grundsätzlich muß an dieser Stelle gesagt werden, daß Codierungen wie etwa die der Fangorte keine Meßwert- oder Schätzwertskala darstellen. Eine eventuell auftretende Normalverteilung kann hier nur auf einem Zufall beruhen: die Normalität zu prüfen oder darauf Überlegungen und Berechnungen biologischer Sachverhalte basieren zu lassen, ist grundsätzlich falsch. Dies gilt insbesondere für normalitätsabhängige Berechnungen wie etwa die Prüfung von Nullhypothesen mit Hilfe des T-Tests.

Grundsätzlich anders verhält es sich nicht nur mit Meß- sondern auch mit Schätzwerten, auch dann, wenn die letzteren codiert sind. Die drei Beispiele

Fellfarbe: hell $\hat{=}$ 1, mittel $\hat{=}$ 2, dunkel $\hat{=}$ 3

Kinnfell: weiß $\hat{=}$ 1, cremefarben $\hat{=}$ 2, orange $\hat{=}$ 3

Incisivi bzw. Canini: scharf $\hat{=}$ 1, stumpf $\hat{=}$ 2

sind alles klassifizierte Schätzwerte. Die ersten beiden Beispiele stellen Fälle geschätzter Intensität von dunklem Pigment (Melaninen) respektive roten Pigmenten dar. Dies sei auch am dritten Beispiel verdeutlicht. Scharf $\hat{=}$ 1 würde statistisch einem hohen Meßwert (langer Zahn) entsprechen und vermutlich mit einem niedrigen Alter korreliert sein, während stumpf $\hat{=}$ 2 einem kürzeren Incisivus und entsprechend wohlmöglich älteren Tieren mit höherer Alterskategorie zukäme. Dies würde durch eine positive Produkt-Moment-Korrelation zwischen der Codierung für die Schärfe beziehungsweise Stumpfheit der Zähne und der Codierung der Alterskategorien entsprechen. Ein weiteres Beispiel zeigt, daß

auch Codierungen mit Alternativen, also Einteilungen in 2 Klassen von Schätz- oder Meßwerten zur Erkennung biologischer Abhängigkeiten geeignet sein können.

Bei der Frage nach dem Vorhandensein von Ektoparasiten ist folgende Alternative gegeben: ja $\hat{=}$ 1 bedeutet "mehr als null Individuen Ektoparasiten vorhanden", stellt also die Klassifizierung eines Meßwertes dar. Sie ist in der Codierung aus technischen Gründen kleiner gewählt worden als der Meßwert "null Ektoparasiten vorhanden" $\hat{=}$ 2, also reziprok dargestellt. Würde also ein hohes negatives Korrelat zwischen der Variablen "Ektoparasiten" und der Variablen "Alterskategorie" errechnet, so würde dies bedeuten, daß die Tarsier ihre Ektoparasiten erst im Laufe des Heranwachsenes beziehungsweise des Alterns bekommen, während ein niedriges oder kein Korrelat darauf hinweisen würde, daß Jungtiere beispielsweise durch den Kontakt mit den -möglicherweise infizierten- Eltern bereits sehr früh ebenfalls von Ektoparasiten befallen würden, oder daß die Infektionschance auch sonst sehr groß ist. Es besteht also eine direkte Ablesbarkeit auch aus Korrelaten, die in einer oder beiden Variablen lediglich zwei mögliche Werte enthalten.

CREEL (1968) hat die in der Anthropologie oft übliche Unterteilung in "metrische" und "deskriptive" Merkmale schlüssig widerlegt und festgestellt, daß alle morphologischen Beschreibungen metrisch faßbar wären, sei es durch einen Meßwert bei einfachen oder durch mehrere Meßwerte bei komplexen Merkmalen. Eine solche Voraussetzung liegt den oben aufgeführten Gedankengängen zugrunde.

Schließlich wurden die oben angegebenen Gruppen im Programm PAMVI (GEBHARDT, 1973) bezüglich jeder Variablen

paarweise verglichen. Der Ausdruck enthält dann als Ergebnisse für jede Gruppe getrennt Mittelwert, Standardabweichung und Standardmeßfehler jeder Variablen. Durch Bartlett-Test auf Gleichheit der Varianzen und T-Test auf Gleichheit der Mittelwerte wird die statistische Gleichheit der Populationen geprüft, wobei das Testergebnis und dessen Irrtumswahrscheinlichkeit ausgedruckt werden. Bei unterschiedlichen Varianzen wird vom Programm der Aspin-Welch-Test gerechnet, ein T-Test mit veränderten Freiheitsgraden, welcher in solchen Fällen zuverlässigere T-Werte liefert. Für weitere Angaben zu Statistik siehe folgende Grundlagen- und Spezialliteratur: KREYSZIG (1965), MILSUM (1966), LEWIS (1967), COLQUHOUN (1971), DAVIES (1971), VELDMAN (1967), INEICHEN (1971) und SACHS (1972).

Da über die Anzahl der Meßdaten hinaus nach Bildung von Gruppen eine hohe, fünfstellige Anzahl von Ergebniszahlen vorhanden ist, werden hier einzelnen Daten und Resultate nur in jenen Fällen angegeben, die mit den unten behandelten Fragen in unmittelbarem Zusammenhang stehen. Alle Daten und Ergebnisse sind beim Verfasser einzusehen.

3. Ergebnisse und Diskussionen zur Biometrie und Systematik der Gattung

3. 1. Vorbemerkung

Eine neue Definition der unverkennbaren Gattung Tarsius STORR (1780) nach einfachen morphologischen Merkmalen zu geben, ist zumindest seit der Arbeit von HILL (1955) überflüssig. Im Rahmen dieser Studie sollten Präzisierungen der Beschreibungen vorgenommen werden, welche durch den Vergleich mit morphologischen Ergebnissen anderer Arbeiten die Stellung der Tarsiidae GRAY (1870) im System prüfen soll und ferner, ob die drei Arten Tarsius syrichta, T.bancanus und T.spectrum als distinkte Morphospezies existieren, so, wie sie bei HILL (1955) beschrieben sind. Dies erscheint notwendig wegen des bisher nur in geringem Umfang auf Artenunterschiede untersuchten Materials und auch, weil andere Autoren beispielsweise "etwa sieben Arten" (WALKER, 1954 und MONTAGU, 1944) für gültig halten oder, wie CHIARELLI (1973), die Tarsier "wahrscheinlich nur durch eine Art repräsentiert" sehen. Ethologische Merkmale, welche einen Beitrag zur Charakterisierung der bona species (MAYR, 1963) liefern (SPRANKEL, 1965; WOOLLARD, 1925; LEWIS, 1939; HARRISSON, 1962, 1963), sollen in der Diskussion mit den hier gewonnenen Ergebnissen in Beziehung gesetzt und phylogenetisch interpretiert werden. Des weiteren werden die 12 Unterarten auf die Signifikanz ihrer Existenz geprüft.

3. 2. Merkmale des Felles und der Pigmentation

Bei allen dem Verfasser bekannten Definitionen der Gattung, der Arten und der Unterarten von Tarsiern nimmt die Beschreibung der Merkmale des Felles einen breiten Raum und -bei manchen Autoren- einen hohen

Stellenwert ein. Doch weichen die genannten Fellfarben in den einzelnen Berichten oft soweit voneinander ab, daß nach ihnen nicht einmal ähnliche Tiere zu erwarten wären. So wird das Körperfell von Nacken, Schultern, Rücken und Hüften aller Arten von MONTAGU (1944) als "graubraun mit rötlichen Spitzen" und von WALKER (1954) als von "beige oder grau-braun bis dunkelbraun" beschrieben. FORBES (1894) nennt die Erscheinung des Körperfelles aller Arten (Er erkannte nur zwei Arten an.) "bräunlich gelb", LeGROS CLARK (1924) dagegen jene von Tarsius bancanus borneanus als "bräunlich-rot". LEWIS (1939) gibt die gleiche Farbe für T. syrichta an, während WOOLLARD (1925) dagegen schreibt, das weiße (!) Fell des Kopfes ginge allmählich zum Hals in Grau über. Da von Grau über Gelblich und Rot bis Braun alle verschiedenen Farbtöne angeführt werden, soll als Beispiel für weitere andere Meinungen nur noch die folgende Beschreibung von POURNELLE (1969) in kurzer Formulierung aufgeführt werden:

T. syrichta: graues Fell, getönt mit Rötlich-Braun

T. spectrum: Dunkelgrau mit Braun gesprenkelt

T. bancanus: graues Fell, goldbraun gesprenkelt

Einig sind sich dagegen alle Autoren lediglich in der Feststellung, daß die Haarbasis des Körperfelles grau ist -was bei trockenem Fell im allgemeinen nicht durch-

Abb.7 (auf S.33): Vergleich der geschätzten Helligkeitswerte des Felles bei den Adulten der drei Arten und bei jungen T. bancanus. Um einen unmittelbaren Bezug herzustellen, sind die Legende und die statistischen Sicherungen zusammen mit den Histogrammen dargestellt. Hierbei stehen links die beiden im T-Test verglichenen Individuengruppen, gefolgt vom Testergebnis, wobei "=" Gleichheit und "≠" Ungleichheit bedeutet auf dem Konfidenzniveau von $p = 0,050$ oder kleiner. Rechts ist die Irrtumswahrscheinlichkeit p angegeben.

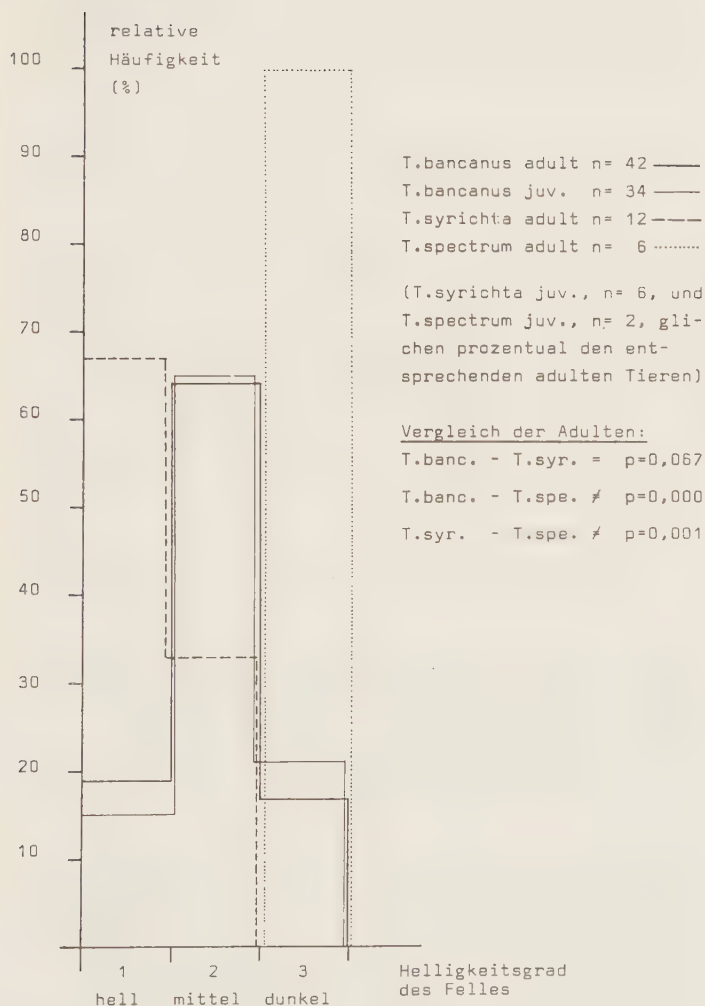


Abb.7

scheint-, und einige geben an, daß die Haarspitzen rötlich, braun oder schwarz, jedenfalls deutlich dunkeler und intensiver gefärbt seien, als die allgemeine Erscheinung des Felles. Wir haben alle 3 Angaben als zutreffend beobachtet.

HILL (1955) bezeichnet als einer von wenigen Autoren das Fell von Tarsius spectrum als deutlich dunkler als das der beiden anderen Arten. Von besonderer Schwierigkeit ist bei der Farbbeurteilung die Bestimmung des Begriffsinhaltes und die Methode. Während einige Autoren trockenes Material am lebenden Tier oder Bälge untersuchten, haben andere eventuell in Flüssigkeit konservierte, nasse Exemplare begutachtet (ELLIOT, 1910) oder sogar nach von anderen angefertigten Bildern (!) geurteilt (ELLIOT, 1913). Daneben fehlt in allen Fällen eine Normierung der Beleuchtung. (Für die eigenen Untersuchungen vgl. Kapitel 2.2.)

3. 2. 1. Helligkeitswert des Felles und Unterscheidung der Arten

Wie eingangs geschildert wurde die allgemeine Erscheinung des Felles in drei Helligkeitsgraden und fünf Schätzwerten seines Rottones aufgeteilt. Das Histogramm in Abb.7 deutet an, daß Tarsius syrichta die hellste der drei Arten zu sein scheint. Doch haben wir immerhin ein Drittel aller Tiere dieser Art als "mittelhell" eingestuft, sodaß sich aufgrund der kleinen Stichprobe nur eine nicht signifikante Unterscheidung von T.bancanus errechnen ließ ($p = 0,067$). Von T.spectrum jedoch ergab sich ein stark signifikanter Unterschied der Fellhelligkeit, da alle 6 daraufhin untersuchten Individuen als "dunkel" geschätzt worden waren ($p = 0,001$). T.bancanus nimmt hier eine mittlere Stellung ein und unterscheidet sich aufgrund der umfang-

reichen Stichprobe hochsignifikant von T.spectrum. Es muß betont werden, daß T.bancanus bezüglich dieses Merkmales die Variationsbreite der beiden anderen Arten voll bestreicht, dieser Unterschied also nur statistisch besteht und die Artzugehörigkeit nach der Helligkeit des Felles am einzelnen Exemplar nicht bestimmt werden kann.

Das gegenüber Tarsius bancanus im Durchschnitt etwas heller scheinende Fell der Individuen von T.syrichta ist bei näherer Analyse tatsächlich nicht signifikant. Im Gegenteil stammt die aufgrund der Stichproben hellste aller Populationen aus Semongok, entstammte also der von HORSFIELD (1821) beschriebenen Unterart T.bancanus borneanus. Andererseits lieferte die Abtrennung der Mindanao-Tarsier (Tarsius syrichta carbonarius HEUDE 1898) von der anderen in die Berechnung eingehenden Subspezies T.s.syrichta (L. 1758) für die erstgenannte Unterart einen mittleren Helligkeitswert von 2,44 ($n = 9$). Danach unterscheiden sich die Mindanao-Tarsier durch ihr dunkleres Fell von der eben erwähnten Lokalpopulation von T.b.borneanus in der Helligkeit signifikant auf einem Konfidenzniveau von $p = 0,007$ (siehe Tab. II, Semongok - Mindanao). Diese Teilpopulationen zeigen also signifikant den Beschreibungen entgegengesetzte Merkmale.

Dies würde ein starkes Argument dafür darstellen, daß sich die Unterarten T.s.syrichta und T.s.carbonarius in der Helligkeit des Felles unterscheiden: denn etwa in jenem Maße, wie der Mittelwert der Fellhelligkeit von T.s.carbonarius unter dem der ganzen Art liegt, müßte jener der anderen Subspezies über dem Mittelwert der Art liegen, da für T.s.fraterculus keine Angaben in die Berechnung eingingen. Diese einfache Schlußfolgerung stimmt aber nicht mit den Beschreibungen der

Subspezies überein: HEUDE bezeichnet nach HILL (1955) das Fell von T.s.carbonarius als "much the same as in typical syrichta" und fährt im Gegensatz zur obigen Feststellung fort: "greater tendency" von T.s.carbonarius "to paler mottled effect on lower back and base of tail".

Gänzlich ad absurdum läßt sich die Brauchbarkeit des Merkmales "Helligkeitsgrad des Felles" für die Unterscheidung der beiden Spezies T.syrichta und T.bancanus führen durch die Aufteilung der Formen von T.bancanus in lokale Populationen und die dadurch gewonnene Feststellung, daß die Tarsier aus anderen Regionen Borneos einen Durchschnittswert der Helligkeit von 2,25 aufwiesen, also jenen von T.s.carbonarius -im Gegensatz zu jenen aus Semongok- sehr nahe kamen. Die geographisch noch weiter von T.syrichta getrennten T.b.bancanus HORSFIELD (1821) oder Sumatra-Tarsier weisen einen ebenfalls vergleichbaren Wert von durchschnittlich 2,33 auf. Gleichzeitig ergibt sich hierbei die Erkenntnis aufgrund der zwar kleinen Stichproben, aber die Erstbeschreiber der Unterarten von T.bancanus hatten noch kleinere, daß sich die Angehörigen der beiden Subspezies T.b.bancanus (aus Bangka, Sumatra und auch aus Java) und T.banc.borneanus (aus Kalimantan) bezüglich des hier behandelten Kriteriums wesentlich ähnlicher sind, als die Angehörigen der selben Subspezies T.banc.borneanus aus Kalimantan einerseits und aus Semongok andererseits.

Mit diesen Feststellungen verschwindet auch endgültig die schon von CHASEN (1938), SODY (1949) und von HILL (1955) bezweifelte aber immer noch aufgeführte Art Tarsius saltator ELLIOT (1910) -welcher HILL trotz seiner Zweifel die Unterartsbezeichnung Tarsius bancanus saltator zumißt-, denn ELLIOT unterschied Tarsius

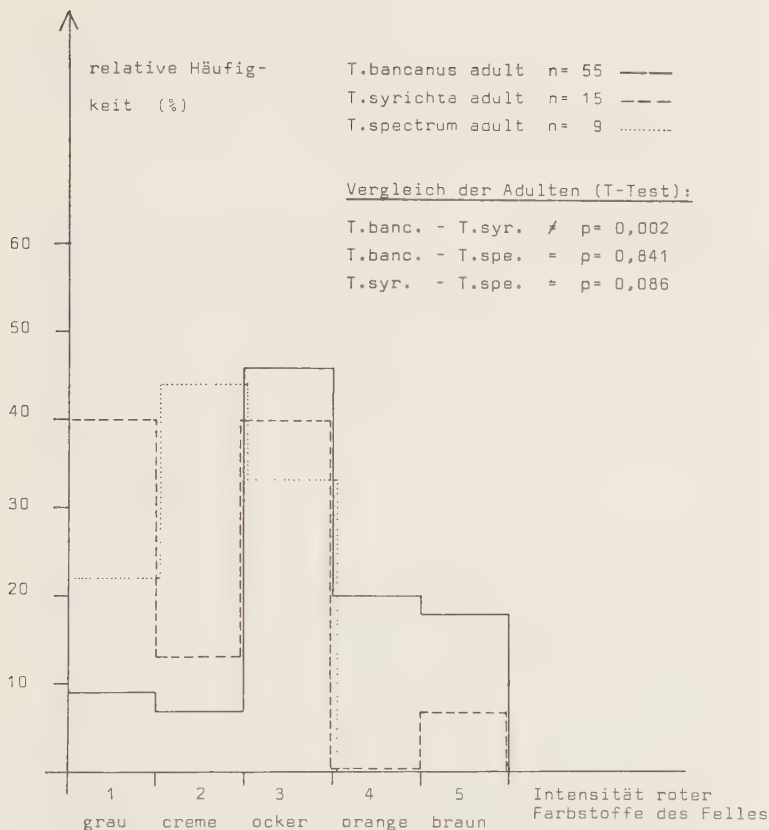


Abb.8: Histogramm der geschätzten Werte der Intensität roter Farbstoffe im Fell adulter Tarsier.

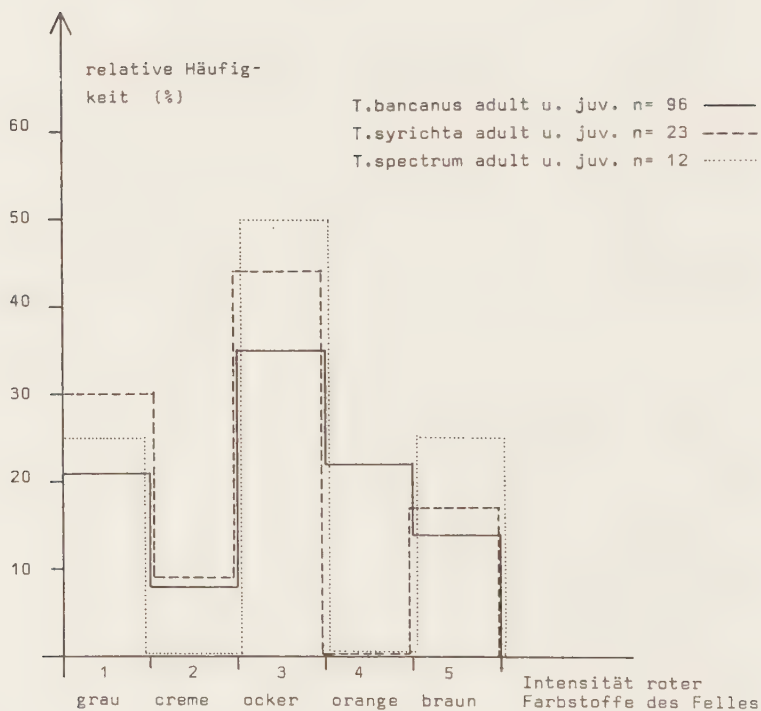


Abb.9: Histogramm der geschätzten Werte der Intensität roter Farbstoffe im Fell junger und adulter Tarsier; getrennt nach Arten.

saltator von der bornesischen Form aufgrund der -übrig nach seinen eigenen Angaben recht ähnlichen- Fellbeschreibung eines einzigen Tieres, dessen Körpermaße für einen T.b.bancanus überdies sogar fast als typisch bezeichnet werden müssen. T.saltator gehört also im Anschluß an HILL (1955) zu T.bancanus und eher zu der noch zu überprüfenden Unterart T.b.bancanus (siehe unten).

Aus dem oben gesagten läßt sich der Schluß ziehen, daß die Helligkeit des Felles für die Beschreibung auch der momentan bestehenden Unterarten von T.syrichtha und T.bancanus ungeeignet ist. Da Populationen innerhalb der Unterart mehr schwanken können als Unterschiede der Fellhelligkeit von Angehörigen verschiedener Subspezies und Spezies, muß dieses Kriterium für die Beschreibung der Arten und Unterarten von T.syrichtha und T.bancanus fallengelassen werden.

3. 2. 2. Rot-Wert des Felles

Nach der in Abb.8 dargestellten Verteilung des roten Anteils in der Fellfarbe adulter Tarsier ergeben sich auch nach diesem Merkmal keine augenfälligen Unterschiede zwischen den Arten. Die in Abb.9 gezeigte Zusammenlegung der adulten und immaturen Tiere jeder Art liefert ein noch ähnlicheres Bild, wohl wegen der vergrößerten Stichprobe. Hier ist mit Sicherheit auch T.spectrum nicht von den beiden anderen Spezies abzutrennen. Bezüglich der Intensität des Rot-Tones in der Fellfarbe ähneln die Vertreter von T.syrichtha syrichtha mit einem Mittelwert von 2,6 wieder sehr den Exemplaren von T.bancanus borneanus aus Kalimantan (Mittelwert 2,7) und auch jenen von T.b.bancanus, welche im Mittel 2,3 erreichen.

Nimmt man die Tarsier der nur etwa 25 km auseinander-

	Kuching	Semongok	Matang	Celebes	Mindanao	Sumatra
Kuching	----- ----- -----	2,00 3 1,73 15 = 0,104	----- ----- -----	2,00 3 3,00 5 = 0,000	2,00 3 2,44 9 = 0,035	----- ----- -----
Semongok	4,25 4 3,00 18 = 0,030	----- ----- -----	----- ----- -----	1,73 15 3,00 5 = 0,000	1,73 15 2,44 9 = 0,007	----- ----- -----
Matang	4,25 4 3,50 6 = 0,060	3,00 18 3,50 6 = 0,272	----- ----- -----	----- ----- -----	----- ----- -----	----- ----- -----
Celebes	4,25 4 3,67 6 = 0,515	3,00 18 3,67 6 = 0,249	3,50 6 3,67 6 = 0,821	----- ----- -----	3,00 5 2,44 9 = 0,013	----- ----- -----
Mindanao	4,25 4 2,56 9 = 0,002	3,00 18 2,56 9 = 0,259	3,50 6 2,56 9 = 0,018	3,67 6 2,56 9 = 0,093	----- ----- -----	----- ----- -----
Sumatra	4,25 4 2,33 3 = 0,025	3,00 18 2,33 3 = 0,316	3,50 6 2,33 3 = 0,070	3,67 6 2,33 3 = 0,252	2,56 9 2,33 3 = 0,696	----- ----- -----
Kalimantan	4,25 4 2,67 3 = 0,191	3,00 18 2,67 3 = 0,657	3,50 6 2,67 3 = 0,566	3,67 6 2,67 3 = 0,451	2,56 9 2,67 3 = 0,936	2,33 3 2,67 3 = 0,821

Tab. II (Legende S.41)

liegenden Fangorte von Semongok und Matang zusammen, bilden sie einen mittleren Wert des Rot-Tones von 3,2 und sind somit den Angehörigen der selben Unterart T.banc.borneanus aus Kalimantan auch nach diesem Merkmal unähnlicher als letztere den Vertretern der Unterart T.b.bancanus.

Nach ROBINSON und KLOOS (1919) ist T.b.bancanus an den "shoulders and fore-limbs dull ochraceous-buff... rump and hind limbs ivory-yellow". Nach HILL (1955) jedoch ist bei T.b.borneanus die "prevailing colour of upper parts rich red-brown...loins and rump often suffused with extensive surface wash of golden buff or yellow". Demnach müßten sich die Borneo-Tarsier als die Unterart mit stärkerem Rot-Ton des Felles ausweisen. Nach den Stichproben ist zwar die Gruppe der Tarsier aus Sumatra und Bangka tatsächlich etwas ärmer an roten Farbstoffen des Felles, doch weisen die Abb. 8 und 9 eine derartige Streuung des Rotanteils in der Fellfarbe bei T.bancanus aus, daß auch hier -wenn überhaupt- eine Unterscheidung der Subspezies T.b.bancanus und T.banc.borneanus nur anhand großer Serien möglich wäre. Auch die einzelne Population aus Semongok, Matang und Kuching zeigte jeweils von grau -also nach subjektiver Schätzung ohne rot- bis braun alle möglichen Intensitäten dieser Farbstoffe.

Tab. II: Die rechte obere Hälfte der Tabelle bezeichnet Vergleiche von Lokalpopulationen bezüglich des Helligkeitswertes des Felles mit Hilfe des T-Tests in folgender Anordnung:

 Mi-Wert der Zeilenpopulation, Anzahl (n)

 Mi-Wert der Spaltenpopulation, Anzahl (n)

 Testergebnis:

 =: Gleichheit; ≠: Ungleichheit; p

Die linke untere Hälfte stellt analog Vergleiche des Rot-Wertes im Fell einander gegenüber, nur sind hier zur besseren Lesbarkeit die Spalten- und Zeilenpopulationen umgekehrt angeordnet.

Nach den bisher unternommenen Untersuchungen können also auch diese beiden Unterarten nach dem allgemeinen Eindruck des Felles bisher nicht als distinkt beschrieben werden. Der Übersichtlichkeit wegen hat der Verfasser die Standardabweichungen der Schätzwerte in Tab. II nicht angegeben. Diese zeigen aber, daß neben dem bei Farbschätzungen unvermeidbaren subjektiven Fehler alle Unterarten (vielleicht mit Ausnahme jener von T.spectrum) derart in der Ausbildung dieser Merkmale streuen, daß über statistische Tendenzen hinaus anhand des immer noch zu geringen Materials fast keine systematisch verwertbaren Signifikanzen feststellbar sind.

Hier sei noch eine Besonderheit angeführt, nämlich der Fall des immaturen Männchens "Christopher" in Semongok, welcher also der Unterart T.banc.borneanus angehörte. Während dieses Tier nach seinen Körperproportionen und Ausmaßen für sein Gewicht und sein ungefähres Alter durchaus nicht aus der Menge der anderen Tarsier aus dem gleichen Gebiet herausfiel, erschien es einzigartig heller und cremefarbener als alle anderen selbst vom Autor begutachteten über 40 Tarsier aus Sarawak. Dies geht auch deutlich aus bei gleicher Beleuchtung und gleicher Umgebung aufgenommenen Farbfotos mit gleichem Film hervor. Dieses Tier war farblich so ungewöhnlich, daß sich nur eine -wohl rezessive- Mutante vermuten läßt oder eine sympatrische Varietät mit ethologischem und / oder ökologischem Isolationsmechanismus von der Stammform. Wegen der notwendigerweise zu schließenden Seltenheit dieser Fellfarbe und der lediglich statistischen Relevanz ethologischer Isolationsmechanismen würde ich die erste der beiden Möglichkeiten für weit wahrscheinlicher halten. Deutlich anders gefärbte Tiere können jedenfalls -und

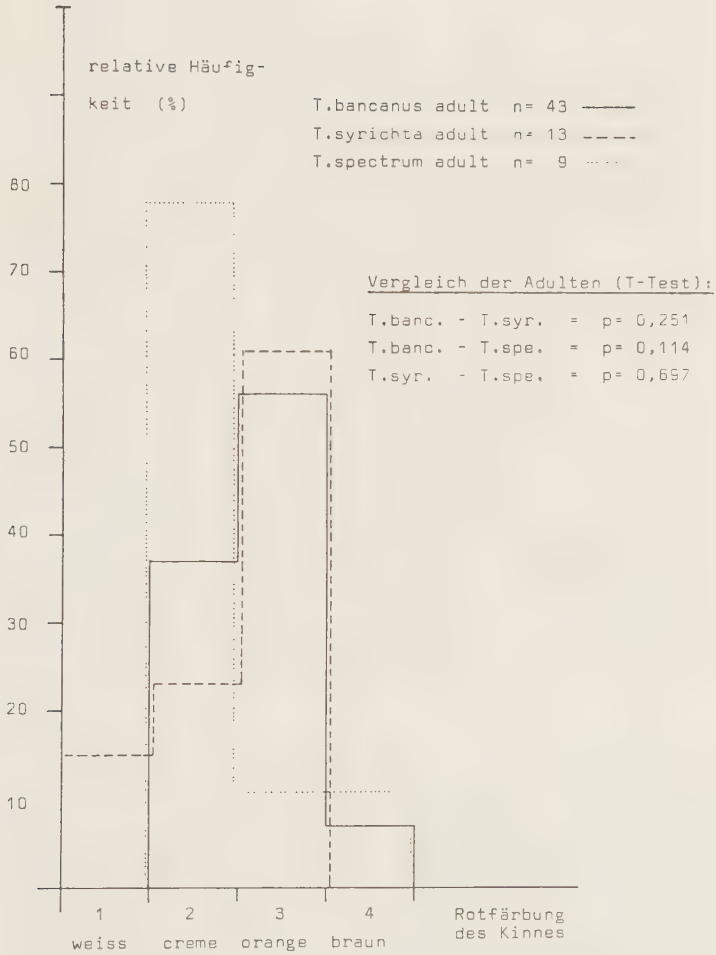


Abb.10: Werte der geschätzten Kinnfarbe; getrennt nach Arten; adulte Tarsier.

das schmälert die systematische Aussagekraft der Fellfarben noch mehr- durchaus einer Population angehören, von der sie sich tatsächlich distinkt unterscheiden.

Alle drei Subspezies von Tarsius syrichta werden von HILL (1955) als mit "general grey pelage" beschrieben. Der Durchschnitt der Tarsier dieser Art aber verhält sich nach dem hier besprochenen Merkmal so ähnlich der Art T.bancanus und nach den Abb. 8 und 9 auch der Spezies T.spectrum, daß auch hier keine deutlichen Unterschiede der Subspezies zu erwarten sind. T.s.syrichta soll nach MEYER (1894 - 1895) und HILL (1955) eine größere Neigung zu Rottönen besitzen als T.s.carbonarius, doch verschiebt sich der Mittelwert der von uns geschätzten Rottönung durch Abtrennung der Mindanao-Tarsier von den übrigen T.syrichta von 2,2 zu 2,6 so unwesentlich innerhalb der Streuung, und überdies sind in dieser Stichprobe die T.s.carbonarius sogar zufällig noch roter als die übrigen Tarsier der selben Art, daß auch nach diesem zweiten Fellmerkmal eine Abtrennung der Unterarten nicht durchführbar ist. In diese Überlegung ist auch die Subspezies T.s.fraterculus einbezogen, für die vom Beschreiber MILLER (1911) das Fell nämlich auch als nicht entscheidend für dessen Aufstellung herangezogen wurde.

Leider besteht auch für dieses zweite Kriterium zu wenig Material zur eventuellen Unterscheidung der Unterarten von Tarsius spectrum. Wegen der aufgeführten Schwächen der Beschreibungen nach Fellkriterien möchten wir jedoch vorschlagen, diese auch für die Art T.spectrum solange nicht zur Beschreibung von Rassen heranzuziehen, wie objektivierende Methoden unangewandt bleiben.

3. 2. 3. Fellfarbe des Kinnes

Tarsius spectrum PALLAS, 1778 wurde von STARCK (1828) als "Yellow-bearded Tarsier" bezeichnet (siehe HILL, 1955). Einzelne Fellkennzeichen wie dieses werden nun auf ihre systematische Bedeutung geprüft. Abb.10 weist aus, daß von den daraufhin untersuchten Tarsiern die Art T.spectrum tatsächlich einen höheren Anteil mit cremefarbenem Kinn zeigte als die beiden anderen Arten. Signifikante Unterschiede ließen sich jedoch auf der Basis der betreffenden Serien nicht nachweisen (siehe Text in der Abb.). Von T.syrichta und T.bancanus wurden immerhin beträchtliche Prozentsätze von Exemplaren mit der gleichen Einstufung versehen. Bei der Trennung nach Fangorten, welche wie oben zur Prüfung der Abgrenzung der Unterarten durchgeführt wurde, ließ sich im T-Test in keinem Vergleichspaar ein signifikanter Unterschied zwischen diesen Populationen ermitteln. Damit entfällt auch eine systematische Relevanz der Kinnfärbung der Tarsiusarten und -unterarten auf der Grundlage kleinerer Stichproben, da hier eventuelle Unterschiede neben dem beträchtlichen subjektiven Fehler nur statistisch durch größere Serien ermittelt werden könnten.

3. 2. 4. Paranasales Fellzeichen

Lateral der Nares befindet sich bei manchen Tarsiern ein nicht ganz klar zirkumskriptes Zeichen im Fell, welches LeGROS CLARK (1924) an bornesischen Tarsiern als "schwarz" bezeichnete, und welches HILL (1955) in einem fast wörtlichen Zitat als "schwärzlich" angibt und es als Kennzeichen von T.b.borneanus beschreibt. Die in jener Region mit Ausnahme der Vibrissen sehr kurzen Haare wirken oft schwarz und erscheinen im scharfen Durchlicht meist sehr dunkel rot-braun. Tat-

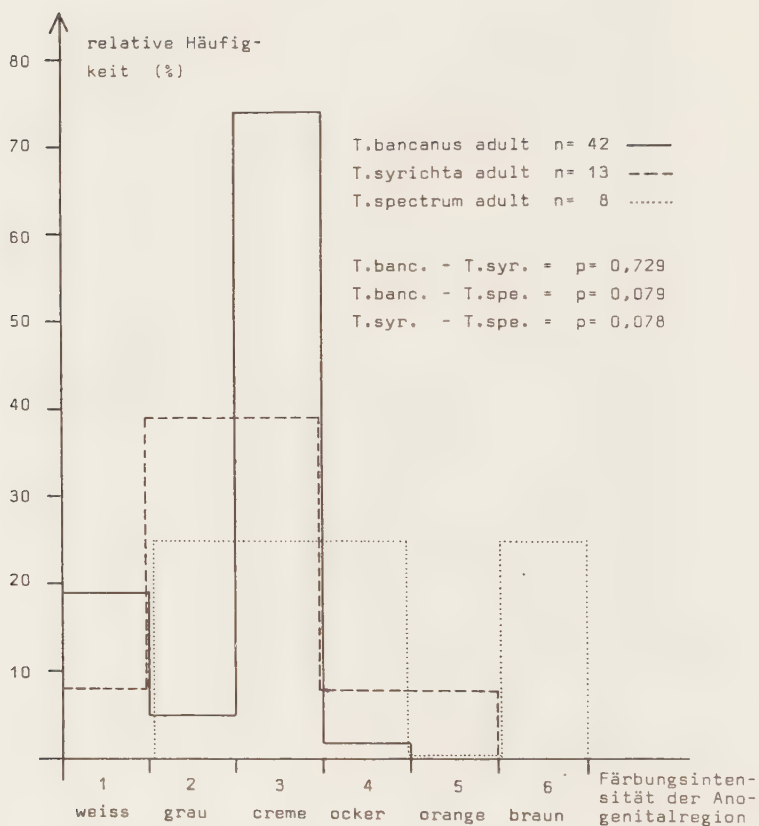


Abb.12: Verteilung der Schätzwerte der Färbung in der Anogenitalregion der drei Arten.

sächlich haben wir dieses Merkmal bei 95 % der Exemplare von T.bancanus festgestellt, wodurch deutlich wird, daß es auch bei den anderen Unterarten der Spezies auftreten muß. Wie Abb.11 darstellt, zeigen aber auch alle daraufhin untersuchten Individuen von T.spectrum dieses Merkmal ebenfalls. Bei T.syrichtha fehlte es nur in etwa der Hälfte der untersuchten Fälle, kann also nicht als Artmerkmal gelten. Es besteht jedoch ein signifikanter Unterschied zwischen T.bancanus und T.spectrum einerseits und T.syrichtha andererseits. Bei keiner der Arten ergaben sich Indizien für unterschiedliche Ausbildung dieses Merkmals innerhalb der einzelnen beschriebenen Subspezies.

3. 2. 5. Fellfarbe der Anogenitalregion

Die Untersuchung der Farbe der Anogenitalregion lieferte ebenfalls keine eindeutigen Möglichkeiten zur Abtrennung der drei Arten, jedoch das Indiz, T.spectrum könnte auch hier statistisch dunkler sein als die beiden anderen Spezies. Von den von uns untersuchten T.bancanus wiesen nur etwa 20 % dort eine als "weiß" eingestufte Farbe auf (Abb.12), entgegen der von GYLDENSTOLPE (1919) gegebenen allgemein formulierten Beschreibung, die Analregion von "Tarsius borneanus" sei "almost pure white". Unsere Feststellung kommt der Beschreibung von LeGROS CLARK (1924) schon wesentlich näher: "ventral aspect of base of tail whitish-yellow", während ELLIOT (1910) die Schwanzwurzel bornesischer Tarsier als "weißlich grau" angibt, ohne zu erläutern, ob er die dorsale oder ventrale Ansicht meint. HILL (1955) bezeichnet "perineum and inner aspects of thighs yellowish-buff" bei T.syrichtha als Merkmal der Unterart, gibt aber keine Beschreibung dieser Region der anderen beiden Subspezies. Bei T.b.bancanus nennt er die Genitalregion und die

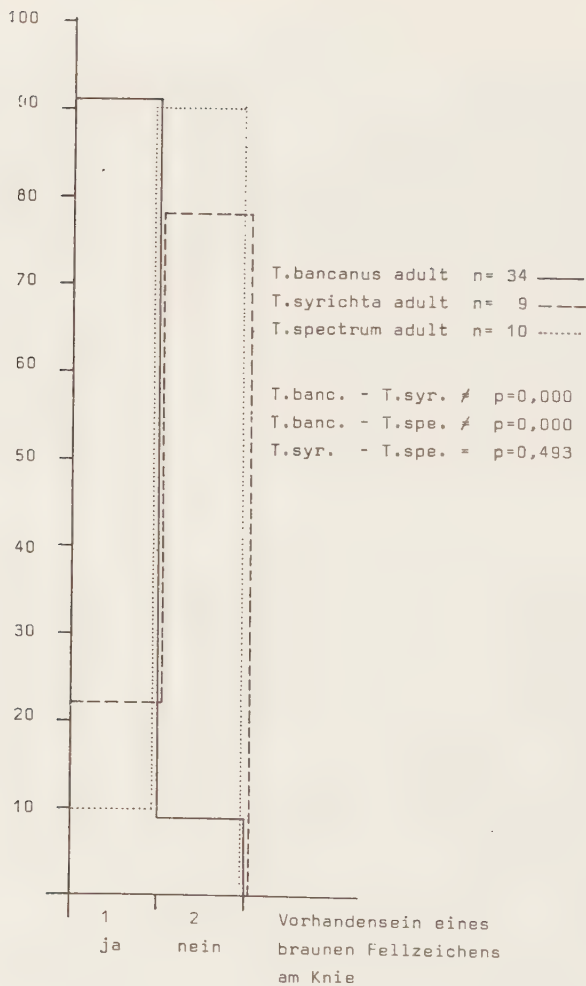


Abb.13: Häufigkeiten des Vorhandenseins beziehungsweise der Abwesenheit eines braunen Abzeichens im Fell des Knies bei den drei Arten.

Außenseite der Oberschenkel gleichermaßen "elfenbeinweiß", bei T.banc.borneanus und bei T.b.natunensis werden von ihm die Anogenitalregion als rein weiß bezeichnet, im Gegensatz zu DAVIS (1962), der sie "pale buff not white" nennt. Alle diese Beschreibungen müssen als recht ähnlich gewertet werden, wenn man die Streuungen der in Abb.12 wiedergegebenen Schätzwerte betrachtet und verlieren so vorläufig jeden systematischen Aussagewert. Zwar mögen die Arten, insbesondere T.spectrum von den beiden anderen Spezies diesbezüglich tatsächlich differieren, doch kann diese Feststellung nicht bei relativ kleinen Serien aufgrund der bloßen Betrachtung getroffen werden.

3. 2. 6. Braune Fellmarke am Knie

Auf der Außenseite der Hinterextremität wurde in der Höhe des Knies zunächst bei T.bancanus ein mehr oder weniger deutlicher rost- bis schokoladebrauner Fleck von etwa 30 - 40 mm Länge und rund 10 - 15 mm Breite beobachtet. Semper-Präparate zeigten, daß dieser Fleck auch durch Pigmente in der Haut dort repräsentiert ist (SPRANKEL, pers. Mitteilung). Dieses Abzeichen wurde bisher nur bei T.b.borneanus von ELLIOT (1910) und von LeGROS CLARK (1924) erwähnt. Der erste Autor bezeichnet es als Artmerkmal seines "Tarsius borneanus" gegenüber seinem -nicht distinkten, s. o.- "Tarsius saltator", für den er schreibt: "legs below the knees ochraceous-buff". Leider fehlt uns bezüglich dieses Merkmals Material, das ausreichen würde, die Unterarten von T.bancanus auf signifikante Unterschiede zu prüfen. Jedoch verhielten sich nach den Stichproben alle nach Fangorten getrennten Populationen von T.b.borneanus im Gegensatz zu anderen Fellmerkmalen gleich.

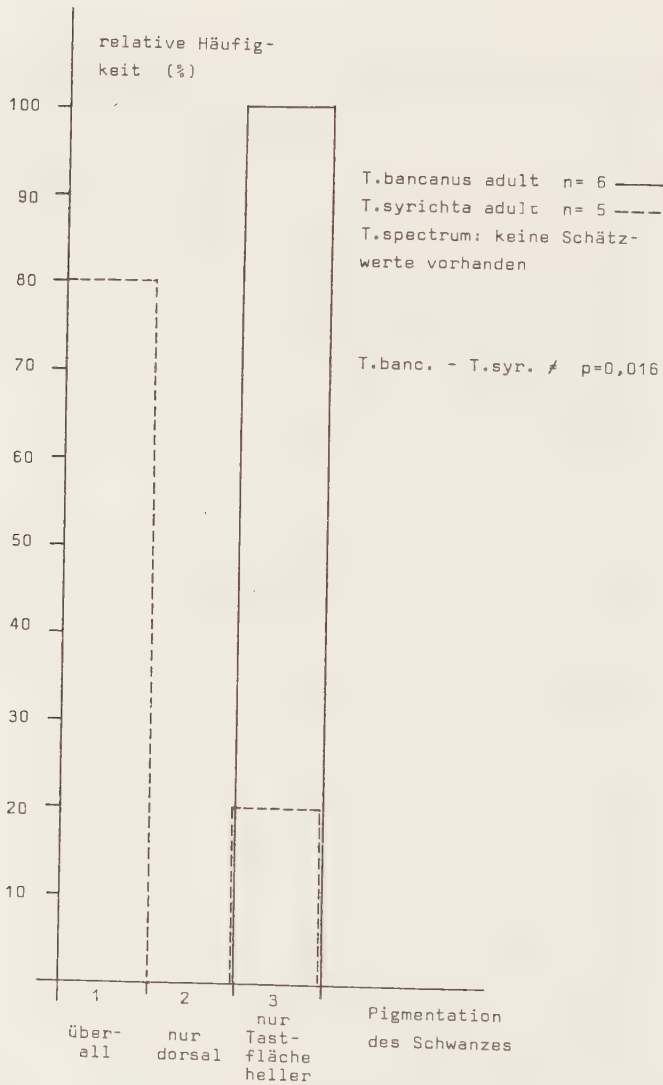


Abb.14: Häufigkeiten der Schätzwerte dreier Kategorien der Pigmentation des Schwanzes von T. bancanus und T. syrichta.

Die nach Abb.13 klare Unterscheidung von T.bancanus von den beiden anderen Arten nach diesem Merkmal wird durch die Wahrscheinlichkeitsrechnung bestätigt (siehe Text in Abb.). Da jedoch auch Exemplare von T.syrichta und T.spectrum dieses Fellzeichen aufweisen, ist hier kein absolutes, für einen Bestimmungsschlüssel der adulten Tiere zu verwendendes Merkmal gefunden. (Bezüglich der Jungtiere siehe entsprechenden Absatz unter "Morphometrie der Entwicklung" von T.bancanus.)

3. 2. 7. Andere Merkmale der Pigmentation und der Farbe

Die Pigmentation des Schwanzes zu beschreiben, müßte nach mehreren Gesichtspunkten aufgeteilt erfolgen, z.B.:

- 1) Allgemeine Stärke der Pigmentierung
- 2) Unterscheidung nach dorsal beziehungsweise ventral
- 3) Unterscheidung bestimmter Stellen des Schwanzes
wie a) Schwanzwurzel b) Tastfläche c) im Bereich der Quaste oder ähnliches.

Solche Einteilungen aber sind in der Auswertung sehr kompliziert, da diese nur durch multivariate Berechnung größerer Stichproben sinnvoll möglich ist. Die Frage nach bestimmten Bereichen des Schwanzes ließe sich wohl nur vom ethologisch-funktionellen Aspekt her bestimmen, was für jede der Arten einen anderen Maßstab voraussetzen würde (so für jede Art eine andere Tastflächenlänge als typisch) und was die Vergleichbarkeit der Ergebnisse erschwert. Angaben in der Literatur sind wegen ihrer in Bezug auf diese Gedanken ungenauen Beschreibungen darüberhinaus für Vergleiche unzureichend.

Wir beschränken uns daher darauf festzustellen, daß der Schwanz von T.syrichta im allgemeinen wohl nicht

so stark pigmentiert ist, wie jener der beiden anderen Arten, und daß er (siehe Abb. 14) bei T.bancanus an der Tastfläche durchschnittlich heller ist als bei T.syrichtha. Während für T.spectrum hier Angaben fehlen, konnte trotz der kleinen Stichproben für die beiden in der Abb. gezeigten Arten ein etwa signifikanter Unterschied bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $p = 0,016$ errechnet werden (vgl. hierzu: KIESEL, 1968).

FISCHER (1804) und GEOFFROY (1812) hatten Tarsius spectrum mit dem Namen "Tarsius fuscomanus" belegt. FORBES (1894) schreibt von seinem "T.fuscus" - indem er T.syrichtha und T.spectrum vereinigt -, diese Art besäße dunkler braune Hände als T.bancanus, welchen er "Tarsius tarsius" nannte. Zwar ist das Fell von T.spectrum tatsächlich signifikant dunkler als das der beiden anderen Spezies, doch unterscheiden sich viele Individuen von T.bancanus mit Sicherheit diesbezüglich nicht von Angehörigen der Art T.spectrum. Subjektiv würden wir auch keinen augenfälligen Unterschied von T.bancanus zu T.syrichtha erwarten. Wir haben jedoch den Eindruck, daß T.syrichtha statistisch die relativ am wenigsten intensiv pigmentierten Hände aufweist.

Da nun aber FORBES (1894) zwischen T.syrichtha und T.spectrum nicht unterscheidet und ihnen beiden gegenüber T.bancanus dunkler braune Hände zuschreibt, steht dies im Widerspruch zu den eigenen Beobachtungen, nach denen T.bancanus eventuell dunklere Hände hat als T.syrichtha.

3. 3. Schädellänge und andere kranio-metrische
Vergleiche

3. 3. 1. Prüfung der Existenz von T.syrichtha
fraterculus

Außer T.s.syrichtha und T.s.spectrum pumilus fallen alle 10 weiteren von HILL (1955) aufgeführten Unterarten der Gattung bezüglich der Schädellänge (Prosthion-Opisthocranion) durchaus in den Streuungsbereich der eigenen Schädelmessungen an T.bancanus, sind also zunächst anhand dieses Maßes nicht unterscheidbar. Daher werden zuerst unterartliche Unterschiede geprüft.

Für Tarsius syrightha fraterculus MILLER (1911) bestehen außer der Beschreibung des Autors der Unterart nur die Maße zweier Individuen zur Verfügung (WATERHOUSE, 1838, zitiert nach HILL, 1955 und HILL, 1955): 37,9 mm, 38,0 mm und 38,0 mm. Diese drei Messungen rechtfertigen nicht die Aufstellung von T.s.fraterculus als eigene Unterart, weder im Vergleich zu eigenen Messungen an T.s.carbonarius, wo diese 3 Exemplare deutlich innerhalb der Standardabweichung der Mindanao-Tarsier liegen ($n = 4$; Mittelwert 38,5 mm; Sigma = 1,29 mm) noch nach den wesentlich umfangreicheren Messungen von DAVIS (1962), welcher die Minimal- bis-Maximal-Werte der Schädellänge von 42 T.s.carbonarius mit 37,2 - 41,2 mm bei einem Mittel von 39,2 mm angibt. Nach DAVIS' Angaben geschätzt dürften diese 3 Tiere etwa am unteren Wendepunkt einer hypothetischen Normalverteilungskurve von T.s.carbonarius liegen.

Exkurs zur weiteren Prüfung der Existenz von T.s.
fraterculus

Während die Schwanzlänge (ein Maß: 210 mm) für die ge-

samte Art T.syrichtha tatsächlich etwas niedrig ausfällt, ist dagegen die Gesamtlänge jenes Tieres der beschriebenen Unterart - deren hauptsächlichster Unterschied zu T.s.syrichtha in geringerer Größe bestehen soll - mit 330 mm für die Angehörigen der Art keineswegs ungewöhnlich. Nur die kleine Hinterfußlänge ist in geringfügigem Maße auffällig. (Die Positionen der Messungen von T.s.fraterculus sind in den Abb. 16, 36 angegeben.) Da es sich jedoch nur um ein ausgemessenes Individuum handelt und die Fellfarben selbst von den Autoren in diesem Fall als von untergeordneter Bedeutung gekennzeichnet werden, ist die Unterart Tarsius syrichtha fraterculus aufgrund jener Individuen, die zur Etablierung der Subspezies führten, nicht gerechtfertigt. Obwohl sie tatsächlich bestehen mag, ist sie als solche bisher nicht beschreibbar und müßte nach seiner Beschreibung eher an T.s.carbonarius angegliedert werden.

3. 3. 2. Prüfung auf Unterschied von T.s.syrichtha und T.s.carbonarius

Die Schädelänge von T.s.syrichtha (L. 1758) und die Beschreibung von "Tarsius philippinensis" MEYER (1894 - 1895) liegt nach der Tabelle von HILL (1955, S. 146) im Vergleich zu eigenen Messungen an T.s.carbonarius nach dem ersten Augenschein tatsächlich höher als jene der letztgenannten Unterart. Wenn gleich die sonstigen kranio-metrischen Daten hier keine auffälligen Unterschiede liefern, tendiert man dazu, eine Aufteilung für gerechtfertigt zu halten. So schreibt auch HILL (1955) vom Schädel T.s.syrichtha: "The largest of any tarsier, exceeding that of the Bornean race, which is otherwise the largest", was einen klaren Unterschied zu den anderen Unterarten

von T.syrichtha vorschreibt. Weiter unten jedoch schreibt er zur Schädellänge von T.s.carbonarius: "Size as in syrichtha". Abb. 15 stellt daher 13 dem Autor bekannte Schädellängen von T.s.carbonarius (DAVIS, 3; HILL, 2; eigene, 8) den 4 bei HILL (1955) aufgeführten Maßen von T.s.syrichtha gegenüber. Die kleine in der Abbildung dargestellte Stichprobe läßt aber keine signifikante Trennung zu. Darüberhinaus liegt der Mittelwert von 42 von DAVIS untersuchten T.s.carbonarius (39,2 mm) so dicht am Mittelwert der Stichprobe der anderen Unterart von 39,65 mm (39,0 mm; 39,6 mm; 40,0 mm; 40,0 mm) daß T.s.syrichtha und T.s.carbonarius aufgrund Schädellänge keineswegs trennbar sind. Da auch die Fellkennzeichen keine Unterschiede erbrachten, müßte daher T.s.carbonarius als T.s.syrichtha bezeichnet werden, denn andere morphologische Unterschiede sind nicht genannt. T.s.fraterculus, welcher ebenfalls als etwas kleiner als die Stammform beschrieben wurde, sich aber ebenfalls nicht signifikant von ihr unterscheidet, kommt, wie zu erwarten ist, nach den Stichproben den Werten jener als T.s.carbonarius bezeichneten Tiere noch näher, als den Stichproben der Stammform. Somit sind alle 3 Unterarten zu vereinigen.

3. 3. 3. Prüfung auf Existenz der Unterart Tarsius bancanus natunensis

Alle Subspezies von T.bancanus ähneln sich im Ausmaß ihrer Schädellänge. Sogar die als kleiner beschriebene Unterart T.banc.natunensis CHASEN (1940) - die übrigens im Vergleich zu bornesischen Tieren gar nicht kleiner ist (siehe unten) - ist mit 36,8 mm und 37,1 mm Prosthion-Opistocranion-Länge (Tabelle in HILL, 1955) nicht sehr außergewöhnlich: immerhin



Abb.15: Vergleich von Schädelnlängen (Prostion-Opisthocranion) bei *T.syrichtha syrichta* und *T.s.carbonarius* (Erläuterung siehe Text).

40 % von 35 gemessenen Individuen der beiden anderen Unterarten hatten eine maximale Schädellänge von 37 - 38 mm. Doch gibt SODY (1949) ein drittes Maß von 36,7 mm an. An 30 Messungen von T.b.bancanus und T.b.borneanus haben wir ein Mittel von 37,8 mm erhalten bei einer Standardabweichung von 0,96 mm. Dies bedeutet, daß nur SODYs eine Messung knapp unterhalb der durch die Standardabweichung gegebenen 68%-Grenze läge. Die von CHASEN (1940) für den Schädel relativ große Länge der oberen Molarreihe p^1-m^3 als unterartliches Merkmal widerspricht dem von HILL (1955) angegebenen Maß von 12,3 mm (im Gegensatz zu 13,2 mm nach SODY, 1949) und verliert als einzelnes Maß somit an systematischem Aussagegehalt.

Die Etablierung der Unterart wird auch dadurch geschwächt, daß HILL (1955) einem Exemplar ohne Angabe des Fangortes, welches den Abmessungen des Schädels von CHASENs Individuum ähnelt, unbedenklich den Herkunftsort Natuna zugeschrieben hat (HILLs Angabe auf S. 236 des Fangortes Billiton - entspricht Belitung - als Herkunftsort von CHASENs Tier steht im Widerspruch zu seiner richtigen Feststellung: "Known only from the type locality" Süd-Natuna-Inseln auf S. 242 und ist vermutlich ein Irrtum.). In den Diagrammen sind die Positionen der Messungen von Kopf-Rumpf-Länge sowie Schwanz- und Hinterfußlänge des als T.bancanus natunensis beschriebenen Individuums nach HILL (1955) wiedergegeben (siehe Abb. 19, 20 und 36). Daraus wird ersichtlich, daß die Kopf-Rumpf-Länge im Vergleich zu den Messungen an T.b.borneanus und auch an T.b.bancanus nicht wie beschrieben, recht klein, sondern sogar etwas überdurchschnittlich ist. Auch das Maß des Schwanzes fällt im Vergleich zu den beiden anderen

Unterarten nicht auf. Die 3 von HILL (1955, S. 236) angegebenen Maße des Hinterfußes von T.b.bancanus lassen mit 68 mm, 63 mm und 61 mm ebenfalls keine Unterscheidung von T.b.natunensis rechtfertigen; ein T.b.bancanus aus Süd-Sumatra (Rijksmuseum Leiden Nr. 4131) weist mit 63 mm (eigene Messung) einen praktisch gleichen Meßwert auf wie der Natunensische Typus. Damit bliebe ein einzelnes Maß, namentlich eine geringfügig kleinere Schwanzlänge, die alleinige Grundlage für die Etablierung dieser Unterart.

Der Fangort des T.b.natunensis, die Insel Serasen - welche von HILL (1955) gemäß englischer Schreibweise "Sirhassen" genannt wird - liegt nur etwa 70 km im Norden vor der Sarawakischen Küste. Die Inselbrücke von Borneo über die Karimata Inseln nach Belitung und Bangka befindet sich dagegen viel weiter im Süden (siehe Abb. 51). Somit ist der T.b.natunensis vom Verbreitungsgebiet von T.b.bancanus populationsgenetisch und geographisch durch T.b.borneanus getrennt. Die Länge des Hinterfußes des Individuums von Serasen war von jener eines küstennah gefangenen Bornesischen Exemplares (T.b.borneanus "Stampin", Abb. 36) mit nur 2 mm Unterschied nicht auffällig kleiner; die übrigen Proportionen ähneln sich ebenfalls. Daher läge wohl näher, daß in dem T.b.borneanus "Stampin" und dem T.b.natunensis entweder zwei zufällig im Schwanz und Hinterfuß etwas kleinere Tarsier gefangen wurden, oder daß es sich um eine ökologische Varietät im Nord-Westen Borneos handelt. T.b.natunensis wäre demnach vorerst der Subspezies T.b.borneanus anzugliedern, vorausgesetzt, daß T.b.bancanus und T.b.borneanus sich als distinkte Unterarten bestätigen lassen.

3. 3. 4. Prüfung auf kraniologische Unterschiede
zwischen T.b.bancanus HORSFIELD (1821) und
T.banc.borneanus ELLIOT (1910)

Während CHASEN (1940) den Schädel von T.b.bancanus für "eine Spur kürzer" hält als jenen von T.banc.borneanus, zeigen die Messungen von SODY (1949), HILL (1955), DAVIS (1962) und eigene, daß in Anbetracht der Verteilungen für T.b.bancanus kein eigenes Maß zu erwarten ist. Die Populationen unterscheiden sich nach ihren Stichproben kaum: die von den Autoren o.g. Schädelnlängen würden das Histogramm von Tarsius bancanus in Abb. 16 praktisch nicht verändern. Auch unterscheiden sich die Maximalwerte der Schädelnlängen der sarawakischen Tiere von LEGRON CLARK (1924), CHASEN (1940) und SODY (1949, siehe dort) zusammengenommen stärker von den von GYLDENSTOLPE (1919) vermessenen Tarsiern der selben Unterart aus der Sammlung von LUMHOLTZ aus Ost- und Zentral-Borneo, als von jenen der Unterart T.b.bancanus aus Bangka (siehe SODY, 1949). Demnach würde nach der Betrachtung der Fellcharakteristika auch die Schädelbeschreibung eine Trennung von T.b.bancanus und T.b.borneanus nicht rechtfertigen, zumal alle weiteren kraniometrischen Daten auch nur geringfügig kleinere Maße der Stammform als jener der bornesischen Unterart ausweisen.

3. 3. 5. Prüfung auf Einheitlichkeit der Populationen von T.S.spectrum PALLAS (1778)

Bei der Art T.spectrum wurden zunächst die Angehörigen der Unterart T.s.spectrum auf eventuelle kraniometrische Unterschiede untersucht, denn für diese Subspezies werden im Süden Selajar (auch "Salayer" u.a.

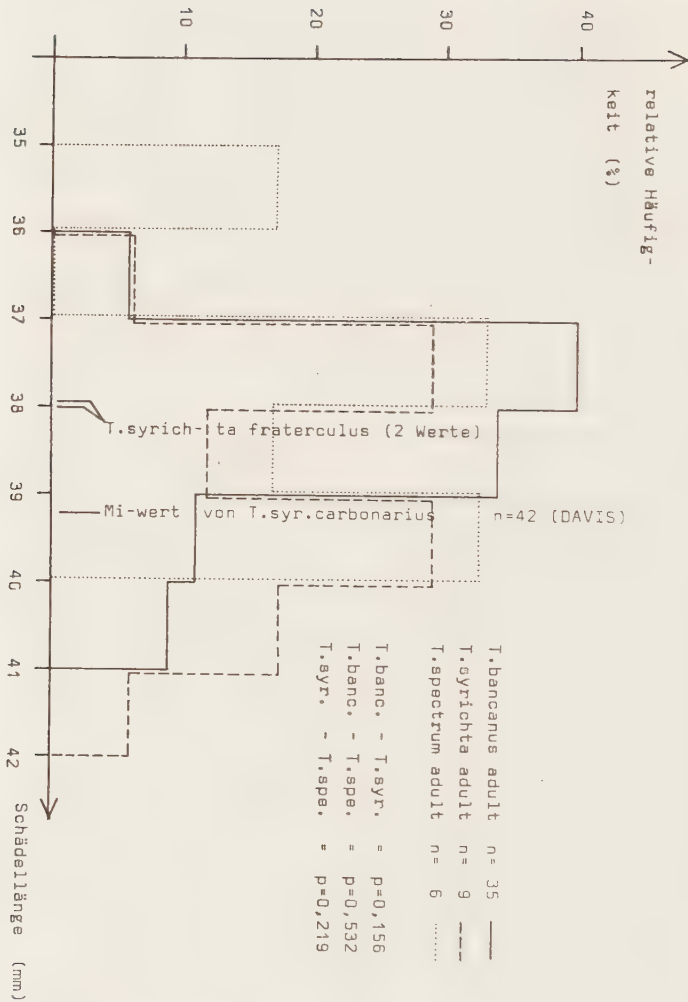


Abb.16: Histogramme der Schädelnlängen der drei Arten (Erläuterung siehe Text).

geschrieben; Mus.v.d.Nat.Hist.Leiden Cat No. 5 und 6; BM 1939/1320) und die Provinz von Makassar als Fundorte ebenso angegeben wie der äußerste Norden Celebes' nämlich die Provinz Minahassa (einige Autoren, siehe: HILL, 1955). Dies ist besonders wichtig, weil die Provinzen Minahassa und Makassar auf dem Landwege zirka 800 km auseinanderliegen und weil dazwischen in Zentral-Celebes die Fangorte der beiden Unterarten T.spect.dentatus (MILLER und HOLLISTER, 1921; SODY, 1949) und T.spect.pumilus (MILLER und HOLLISTER, 1921) genannt werden.

Den Herkunftsort eines Exemplares des Rijksmuseum Leiden ("p. 45 Tarsius spectrum E.Geoffroy, cat. no. "o", acq. 1874, weibl. ad. Eiland Savoe tussen Timor en Soemba") von der Insel Sawu, welches übrigens von JENTINK (1894) zitiert wird, hat HILL (1955) bezweifelt. Da dieses Tiere typische Maße eines T.s.spectrum aufwies, habe ich es hiermit bei der Prüfung vereinigt, ohne a priori die Herkunft zu bezweifeln. Für die Schädelängen der verschiedenen Herkunftsorte ergeben sich folgende Werte: Tab. III .

Man erkennt sofort, daß hier keine Trennung nach Herkunftsort möglich ist. Da alle Autoren bisher auch auf getrennte Beschreibungen anhand von Schädelmaßen verzichtet haben, besteht nach dem vorliegenden Material auch kein Anlaß dazu, zumal, wie vorweggenommen werden darf, sie sich auch in anderen Meßstrecken nicht unterscheiden, weder kraniologisch noch nach den Körpermassen (beachte: Hinterfußlänge).

Herkunft des MaBes	Herkunftsort Minahassa Selajar	des Individuums Sawu Peleng
Museum Leiden cat.no.7.....	35,0	adult
Cambridge University Messung: Groves.....	37,0	adult
Hill "15.1.37?".....	35,0	adult
British Museum No. 97/1/2/1.....	37,0	adult
Weber in Sody (Maxi- malwert von n = 6)...	37,8	adult
British Museum.....	38,0	immat.
Museum Leiden cat.no.6, crâne f.....	35,7	immat.
Museum Leiden cat.no.0.....	35,7	adult
Museum Leiden "17.Aug.1938".....	35,7	adult
Sody (1949) Typus.....	37,7	adult
Sody (Maximal- wert von n = 9).....	39,3	adult

Tab.III: Prosthion-Opisthocranion-Länge von Individuen
der Art I.spectrum von verschiedenen Fangorten.

3. 3. 6. Prüfung auf Existenz der Unterart *Tarsius spectrum pelengensis* SODY (1949)

Tarsius spec. pelengensis (SODY, 1949), bereits vom Erstbeschreiber als sehr schwach ausgeprägte Unterart bezeichnet, soll sich von der Subspezies des Festlandes durch lediglich etwas größere Maße am Schädel unterscheiden: SODY (1949) verglich 6 T.s. spectrum mit 9 T.s. pelengensis. Unter neun Tieren ein extrem großes Exemplar zu fangen (recht kleine Tiere hatte er wohl in beiden Stichproben), ist 1,5 mal so groß in der anderthalbmals so großen Stichprobe, weshalb sein Vergleich der größten Exemplare nicht so gut ist wie jener der Durchschnittswerte gewesen wäre. Diesen Vergleich jedoch hat er nicht geführt, sondern gibt lediglich ein Individuum mit 37,7 mm Schädelänge als typisch an, welches bei der kleinen Stichprobe nur so geringfügig über den typischen Festlandvertretern liegt (vgl. Tab. III), daß darauf eine Unterart nicht gegründet werden kann. Da er jedoch nicht alle, sondern nur die hier genannten Schädelängen anführt, ist eine Wahrscheinlichkeitsrechnung anhand seiner Daten mit den hier benutzten Methoden leider nicht möglich.

Mit der nach seinen Angaben größeren Schädelänge einhergehend bezeichnet er die Zahnreihen von T.s. pelengensis ebenfalls als größer. Die in seiner Tabelle IV (p. 142) angegebenen Werte sind für die nord-celebesischen und pelengensischen Tiere jedoch fast identisch:

c - m³

Nord-Celebes min. 12,0 mitt. 12,63 max. 12,9 mm (n=6)

P.Peleng min. 12,0 mitt. 12,40 max. 12,8 mm (n=9)

p¹ - m¹

Nord-Celebes min. 10,7 mitt. 11,18 max. 11,3 mm (n=6)

P.Peleng min. 10,7 mitt. 11,02 max. 11,4 mm (n=9)

Da T.s.pelengensis auch ansonsten (auch nach eigenen Messungen an 2 Tieren) typische Proportionen und Größen von T.s.spectrum aufweist, möchten wir die Bedenken von HILL (1955), einige Unterarten von T.spectrum beruhten "on rather slender grounds" hier übernehmen und sehen aufgrund dieser Durchsicht keinen Grund für die Abtrennung der pelengensischen Unterart vom typischen T.s.spectrum.

3. 3. 7. Prüfung auf Existenz der Unterart T.s.
dentatus MILLER und HOLLISTER (1921)

Aufgrund der Messungen an drei Individuen haben MILLER und HOLLISTER (1921) die Unterart T.s.dentatus beschrieben. Gegenüber T.s.spectrum sei die Schädellänge etwas vergrößert. Das größte von 4 Exemplaren (eines stammt später von SODY) jedoch wies eine Prosthion-Opisthocranion-Länge von 38,2 mm auf, der "Paratype" (HILL, 1955) mißt 37,6 mm. Bei dem Maß von 38,0 mm eines überdies noch immatures T.s.spectrum von Selajar und 37,8 mm eines T.s.spectrum bei SODY, spricht dies bei nur 4 daraufhin untersuchten Tieren unmöglich für eine gesonderte Unterart, auch wenn bei größerer Stichprobe die kleinsten Werte von T.spectrum spectrum niedriger liegen.

Die durch größere Zähne angebliche längeren Zahnreihen

liegen im Durchschnitt von 4 Tieren um 2,5 % höher als die Vergleichswerte von 6 T.s.spectrum (Tab. IV in SODY, 1949). Da dieser Unterschied sogar bei fehlender Streuung durch Meßfehler möglich wäre, entfällt das Kriterium.

Exkurs zur weiteren Prüfung der Subspezies T.s. dentatus

Die größere Schwanzlänge mit dem genannten Beispiel von 270 mm erstaunt zunächst, doch reicht nur ein einziges solches Maß natürlich nicht zur Abgrenzung einer Unterart aus. Wenn man die von SODY (1949) aufgestellten Relationen der Schwanzlänge im Prozentverhältnis zur Körperlänge betrachtet, so liegt T.s. dentatus mit 194 % fast genau bei den von SODY (1949) noch als T.fuscus pelengensis (196 %) und T. fuscus sangirensis (198 %) bezeichneten Tiere und - wieder auf der Stichprobe von nur 3 Tieren - nur etwa 10 % über dem nord-celebesischen Typus. Diese 10 % sind sehr wenig, wenn man bedenkt, daß zwischen dem Minimalwert des Schwanzes (200 mm) und dessen Maximallänge (270 mm) bei T.s.spectrum 35 % Differenz liegen. Bei Zusammennahme der innerhalb dieser Studie (siehe unten) als gemeinsame Typus-Form T.s.spectrum erkannten "T.s.pelengensis", "T.s.sangirensis" ergäbe sich nach den Zahlen von SODY dann sogar ein Unterschied von nur etwas unter 4 %. Damit ist die Unterart T.spec.dentatus aufgrund von 4 Tieren als solche nicht haltbar.

3. 3. 8. Prüfung auf Existenz der Unterart T.spec. pumilus MILLER und HOLLISTER (1921)

MILLER und HOLLISTER (1921) beschrieben eine sehr

kleine Unterart: T.s.pumilus aus Zentral-Celebes welche im Typus 31 mm maximale Schädellänge aufwies. Alle Schädelmaße des adulten Typs und auch die Kopf-Rumpflänge (vgl. HILL, 1955) von nur 95 mm sprechen für derart außergewöhnlich kleine Tarsier, daß die Unterart, auch obwohl nur 5 Tiere untersucht wurden, auf jeden Fall aufrecht erhalten werden muß: Die Position der Kopf-Rumpflänge von T.spec.pumilus und des von den Autoren als Typ gewählten Tieres ist in Abb. 19 eingezeichnet; vergleiche auch Abb. 17.

Leider konnten wir die Fangorte Rano-Rano und Gimpoe nicht näher lokalisieren und zu den anderen T.spec-trum in lokale Beziehung setzen. Die Frage der Herkunft genauer zu klären, wäre aber wichtig, weil sympatrische Bildung von Unterarten nur durch ökologische und ethologische Isolationsmechanismen möglich ist. Entstehende morphologische Differenzen würden sich sofort wieder "ausmenden". Hier ist die Ethologie von zentraler systematischer Bedeutung.

3. 3. 9. Prüfung auf Existenz der Unterart *Tarsius spectrum sangirensis* MEYER (1896)

Die einzigen kranimetrischen Daten zu dieser Subspezies stammen von SODY (1949), der Messungen bei 3 beziehungsweise 4 Tieren vorgenommen hat. Diese weisen T.spec.sangirensis nach seinen Schädelmaßen als typischen T.s.spectrum aus. Auch hat kein Autor eine Unterscheidung der Unterart von der Stammform nach Messungen am Schädel versucht. Doch sagt SODY (1949): "A very good race, on the characters given by the author." Dies ist jedoch nach HILL (1955) "paradoxical, since MEYER said very little about it". ELLIOT (1913) fand die Abtrennung von T.spec.sangi-

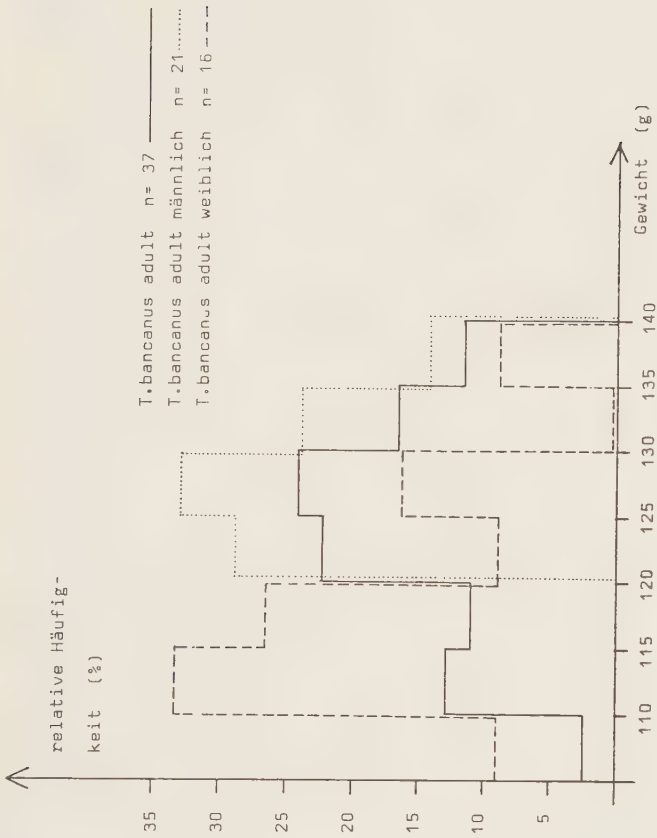


Abb. 17: Gewichtsverteilung bei *Tarsius bancanus*.
 Durch Trennung der Geschlechter wird ein deutlicher Sexualdimorphismus erkenntlich.

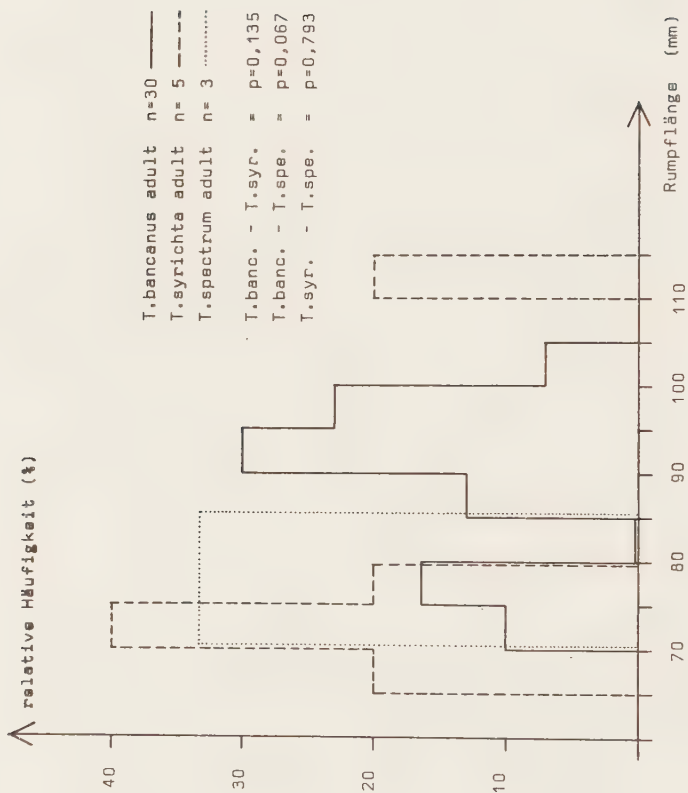


Abb. 18: Histogramm der Rumpflängen der drei Arten (Erläuterung siehe Text).

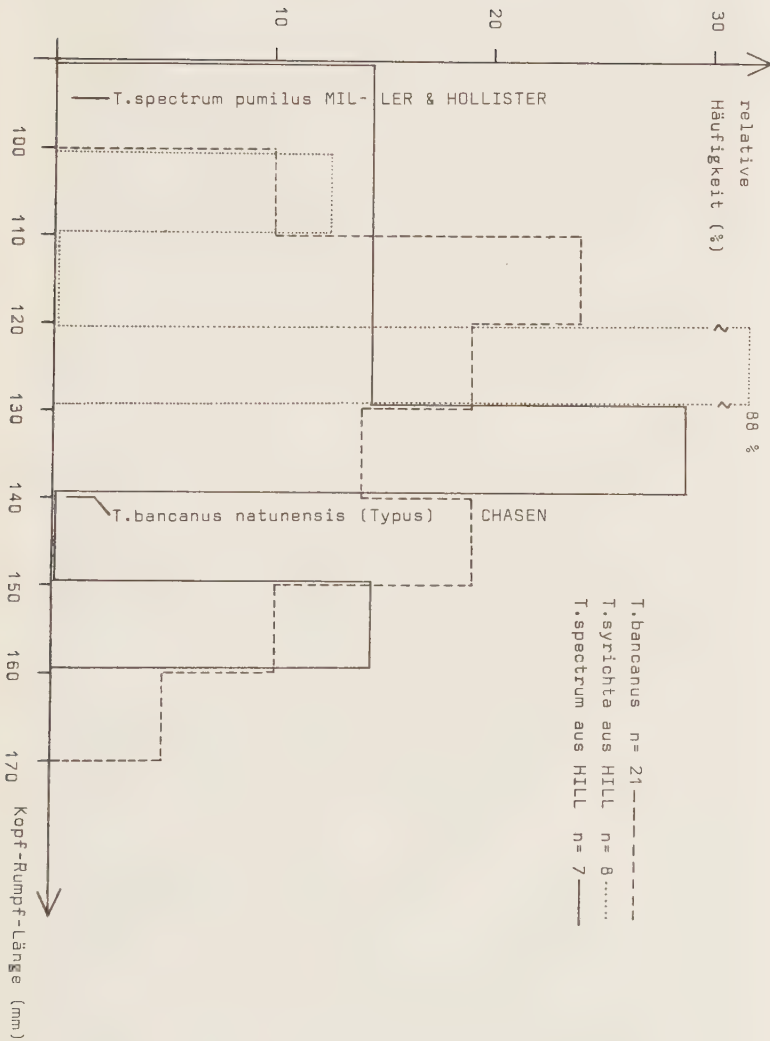


Abb. 19: Verteilungen der Kopf-Rumpf-Längen der drei Arten. Die Werte von T. syrichta und T. spectrum stammen von HILL (1955)

rensis fragwürdig, nach der Beurteilung eines Bildes aber (!) sei sie distinkt, falls jenes eine korrekte Abbildung liefere.

MEYERs (1896/97) wenige Feststellungen, der Schwanz sei weniger behaart als beim typischen spectrum und trage ventral keine Hautschuppen, widerspricht überdies eigenen Beobachtungen an einem Exemplar aus Sangi (Rijksmuseum Leiden "Tarsius spectrum E.Geoffroy cat. no. u. 6. Januar 1866, weibl. ad. Eilandt Sanghir tussen Celebes en Mindanao, Coll. Hoedt"), welches z.B. eine Quastenlänge von 135 mm aufwies; dies ist ein typisches Maß für T.s.spectrum. MEYER bezieht sich auf eine Notiz von JENTINK bezüglich eines Exemplares mit der Leidener Cat.no. XI, 81, 1892. JENTINK müßte also das Exemplar von 1866 gekannt haben, welches damals schon 26 Jahre in seiner Sammlung war, und das typische Schwanzmerkmal von T.s.spectrum aufweist. Eine Übergangsform zu T.syrichtha mittels solcher Schwanzmerkmale zu konstruieren, kann nicht überzeugen: typische T.syrichtha (siehe Abb. 21) hatten Quastenlängen von 70 - 80 mm, jedoch nicht über 90 mm bei immerhin n = 18.

Da wir die Behaarung der Tarsen in unserem Protokoll nicht vermerkten, können wir zu MEYERs Merkmal, die Tarsen von T.s.sangirensis seien fast nackt, keine Stellung beziehen und müssen aufgrund unseres zu geringen Materials die Unterart T.spec.sangirensis daher als solche gelten lassen, aber einer weiteren Prüfung empfehlen.

3. 4. Andere Messungen am Körper

3. 4. 1. Gewicht

Für die beiden Arten T.syrichtha und T.spectrum fehlen

Daten zum Gewicht der Tiere, da nur Wägungen lebender Individuen zuverlässige Werte liefern. Aus dem gleichen Grund fehlt Material zur weiteren Prüfung unterartlicher Merkmale. Das Histogramm in Abb. 17 zeigt die Gewichtsverteilung von adulten Tarsius bancanus. Die Werte gravider Weibchen und der unterschweren Männchen mit kleinen Hoden (vgl. Abb. 72 und 73) wurden weggelassen. Während die Darstellung der gesamten Stichprobe eine linksschultrige Verteilung zeigt, weist die Trennung nach Geschlechtern deutlich einen Sexualdimorphismus aus, nach welchem die Männchen im Durchschnitt etwa 10 - 15 g schwerer sind als die Weibchen.

3. 4. 2. Rumpflänge und Kopf-Rumpf-Länge

Die Rumpflänge von T.bancanus (Abb. 18) variiert zwischen 70 mm und 105 mm bei $n = 30$ und weist eine klare Häufung der Werte zwischen 90 mm und 95 mm auf. Wegen der Schwierigkeiten, die Länge des Rumpfes an fixiertem Material festzustellen, sind hier die Meßwerte für T.syrichta und T.spectrum spärlich. Eine Wahrscheinlichkeitsrechnung ergab einen nicht signifikanten Trend, T.spectrum könnte eventuell kleiner als T.bancanus sein. Wegen der sehr großen Variationsbreite der nur 5 Werte von T.syrichta ist hier keine Aussage möglich.

Die Werte der Kopf-Rumpf-Länge von T.syrichta und T.spectrum in Abb. 19 stammen von HILL (1955). Im Vergleich zu der Stichprobe von T.bancanus ($n = 21$) liefern sie folgende Anhaltspunkte: Die Individuen von T.spectrum zeigen auch hier einen kleinen, undeutlichen Trend, kleiner auszufallen als jene von T.bancanus; jene von T.syrichta bieten dagegen wiederum kein Indiz, einer

kleineren Population anzugehören. Da es sich bei den in Abb. 19 dargestellten Meßwerten der Arten T.syrichtha und T.spectrum um andere Individuen handelt als jene, deren Rumpflänge vermessen worden war, steigt die Wahrscheinlichkeit für die Aussagen:

- 1) T.syrichtha ist wohlmöglich im Durchschnitt gleich oder fast gleich groß wie T.bancanus und
- 2) T.spectrum könnte sich auch bei größeren Stichproben als etwa gleich groß wie T.syrichtha erweisen.

Mit nur wenigen zusätzlichen Meßwerten von T.spectrum wären hier vielleicht bereits signifikante Aussagen möglich.

3. 4. 3. Schwanzlänge

Gegenüber den beiden voranstehenden Abschnitten ergeben die Messungen der Schwanzlängen zum Teil signifikante Unterschiede zwischen den Arten (Abb. 20). T.bancanus weist signifikant eine kürzere Schwanzlänge auf als T.syrichtha mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit des T-Tests von $p = 0,002$. T.bancanus zeigt einen starken Trend zu einer Unterscheidung von T.spectrum, nach diesen Meßwerten mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $p = 0,064$.

Die Einbeziehung der 7 Werte von KIESEL (1968) ändert am Histogramm von T.bancanus fast nichts, stimmt also gut mit der vorliegenden großen Stichprobe überein.

Bei dieser Art wurden nun auch Trennungen nach den Herkunftsorten der betreffenden Tiere durchgeführt.

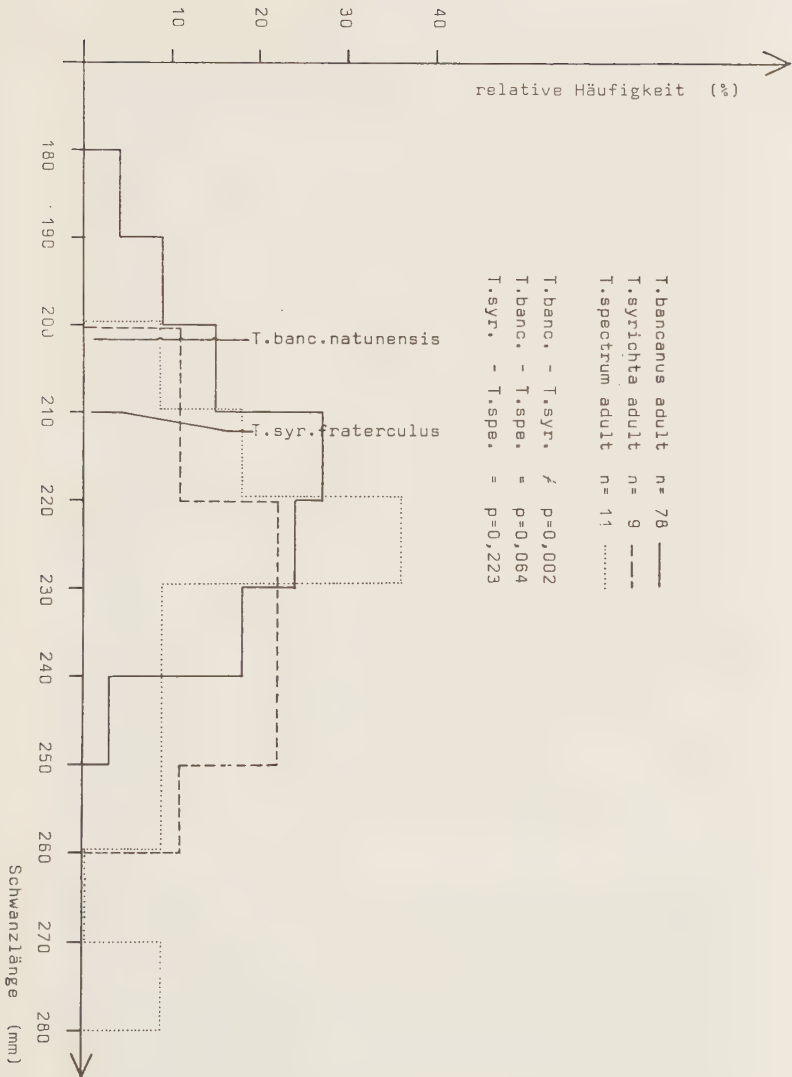


Abb. 20: Vergleich der Schwanzlängen der drei Arten.
Trotz großer Überlappung ergibt sich eine
hochsignifikante Unterscheidung zwischen T. bancanus
und T. syrichta.

Hierbei ergab sich für die Lokalpopulationen von T.bancanus eine klare Verteilung der Schwanzlängen nach den Himmelsrichtungen auf Borneo: Die Tarsier vom Nord-Osten der Insel (Sabah und Ost-Kalimantan) wiesen bei $n = 3$ mit durchschnittlich 209 mm die kürzeste Schwanzlänge auf (vgl. Abb. 51). Dies könnte einen Zufall bedeuten, wenn nicht die Standardabweichung von $\text{Sigma} = 2,3$ mm mit nur etwa 1 % des Meßwertes ungewöhnlich niedrig gewesen wäre. Im Uhrzeigersinn folgten die 10 Exemplare aus dem Süd-Osten bis Süd-Westen der Insel (Kalimantan) mit einem Durchschnitt von 217 mm ($\text{Sigma} = 9,2$ mm). Die daran im Nord-Westen Borneos anschließenden, sehr nah beieinander liegenden Populationen der Fangorte Kuching (228 mm, $n = 5$), Semongok (221 mm, $n = 19$) und Matang (227 mm, $n = 6$) mit Standardabweichungen zwischen 6 mm und 10 mm erreichten alle einigermaßen ähnliche, höhere Werte. Die Ähnlichkeiten gerade dieser kleinen, nah beieinanderliegenden Fangorte bieten ein gutes Argument für die Aufteilung nach Himmelsrichtungen, wie sie hier vorgenommen wurde: größere Unterschiede oder uneinheitliches Verhalten der drei Stichproben hätten einen Widerspruch zum Gedankengang bedeutet. Die Stichprobe der nördlichen Population von Sibuan und Rajang erreicht schließlich mit $n = 3$, $\text{Sigma} = 11,7$ mm und einem Durchschnitt von 234 mm den höchsten Wert.

Die Übergänge zwischen den benachbarten bornesischen Lokalpopulationen sind zum Teil fließend, doch sind die Unterschiede bereits in allen Fällen signifikant im Vergleich zu den Tarsiern des im Uhrzeigersinn übernächsten Fangortes. So unterscheiden sich zwar die Tarsier der Fangorte Sabah und Ost-Kalimantan (Nord-Ost und Ost-Borneo) noch nicht signifi-

kant von jenen aus Kalimantan (Süd-Ost- bis Süd-West-Borneo) aber signifikant von den 3 Fangorten Kuching ($p = 0,006$), Semongok ($p = 0,047$) und Matang ($p = 0,005$) im Nord-Westen. Die Grenze des Umlaufes befindet sich zwischen den Fangorten Siburajang und Sabah. Dort liegen die Populationen mit dem größten und dem kleinsten Schwanzmaß unweit voneinander, so daß zwischen ihnen trotz der je nur kleinen Stichprobe von $n = 3$ sich für ihren Unterschied eine Irrtumswahrscheinlichkeit von $p = 0,020$ ergab, bei dem hohen Unterschied der Durchschnittswerte von 209 mm (Sabah) zu 234 mm (Sibu). Wenn man nur Tarsier von diesen beiden Fangorten nach ihren Schwanzlängen begutachten würde, hätte man bei der guten statistischen Sicherung durchaus Grund zur Abtrennung einer langschwänzigen Unterart von einer mit kurzem Schwanz. Zwischen diesen beiden Lokalpopulationen liegt das Hochgebirge des Kinabalu, eine mit Sicherheit hochwirksame geographische Barriere (vgl. Kapitel 4). Da man jedoch sieht, daß die Lokalpopulationen von T.banc.borneanus in einer bestimmten geographischen Richtung gesehen bezüglich dieses Maßes ohne große Übergänge miteinander in Beziehung zu setzen sind, liegen hier wohl lediglich lokale Varianten einer Unterart vor (vgl. den Unterartenkreis von Parus major, zitiert nach RENSCH in VOGEL und ANGERMANN, 1968). Diese Variabilität erschwert weiterhin die Abtrennung der beiden Unterarten T.banc.bancanus und T.banc.borneanus, da die Werte der bei HILL (1955) genannten Schwanzmaße von T.b.bancanus (mit 213 mm) im Durchschnitt der Population von Süd-Borneo (Kalimantan) (mit 217 mm, Sigma = 9,2 mm) recht ähnlich waren. Auch nach diesem dritten Vergleich (1. Fellcharakteristika; 2. Kranimetrie) lassen sich T.b.bancanus und T.banc.borneanus nicht signifikant unterscheiden.

3. 4. 4. Abstand zwischen Tastfläche und Schwanz-
quaste

Die drei Meßgrößen "Länge der Tastfläche am Schwanz", "Abstand von Tastfläche bis Quaste" und "Quastenlänge" sind voneinander abhängige Größen. Die großen Unterschiede zwischen eigenen Meßwerten der Tastfläche von Tarsiern, welche von lebenden, fixierten und von ausgestopften Exemplaren genommen wurden und jenen von KIESEL (1968), der im Labor einheitlichere Verhältnisse - beispielsweise der Beleuchtung - wahren konnte, haben uns veranlaßt, die Länge der Tastfläche aus den Berechnungen und Interpretationen auszuschießen. Bezüglich des Abstandes zwischen Tastfläche und dem Beginn der Quaste ist nur ein Ergebnis signifikant: Tastfläche und Quaste grenzen bei I.spectrum fast ohne Abstand unmittelbar aneinander:

Anzahl	Mittelwert	Standardabweichung
<u>I.syrichtha</u>		
4	59 mm	28 mm
<u>I.bancanus</u>		
19	50 mm	14 mm
<u>I.spectrum</u>		
5	7 mm	8 mm

Dabei läßt sich I.spectrum von I.bancanus mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $p = 0,000$ abtrennen, und von I.syrichtha mit $p = 0,037$.

Hier ist ein erstes absolutes, also für einen Bestimmungsschlüssel brauchbares Merkmal gefunden: Ein Tarsier mit einem Abstand zwischen der Tastfläche auf der ventralen Schwanzseite und dem Beginn der Quaste von 0 mm bis maximal 20 mm ist ein I.spectrum.

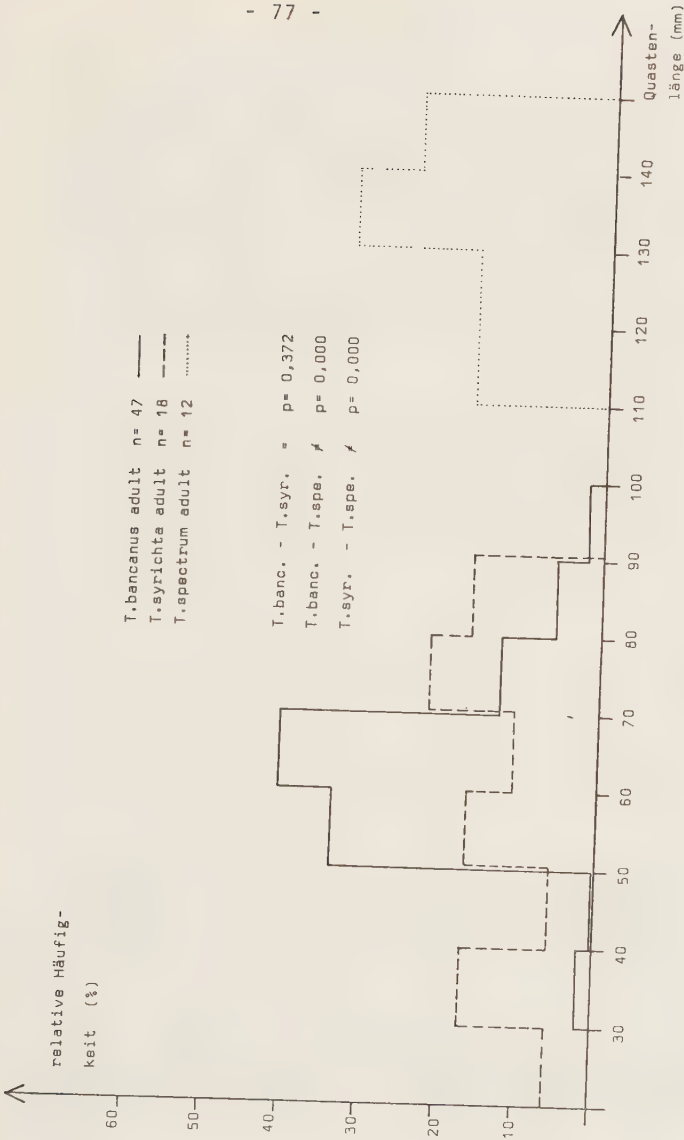


Abb. 21: Verteilung der Quastenlängen der drei Arten im Histogramm (Erläuterung siehe Text).

3. 4. 5. Länge der Schwanzquaste

Abb. 21 zeigt die Quastenlänge der drei Tarsierarten. Sehr deutlich setzt sich hier ebenfalls T.spectrum von den beiden anderen Spezies ab. Da sich die Verteilungen nicht überschneiden, ist auch hier ein absolutes Merkmal gegeben: ein Tarsier mit einer Quastenlänge von 110 mm oder mehr ist ein T.spectrum. Die in Abb. 21 angegebenen Ergebnisse der T-Tests auf Gleichheit der Populationen bezüglich dieses Merkmales zeigen dies mit Irrtumswahrscheinlichkeiten von kleiner als 0,0005.

Unterartliche Unterschiede in der Quastenlänge konnten bei T.bancanus nur insofern beobachtet werden, als sich die Angehörigen von T.b.bancanus bezüglich dieses Maßes signifikant von der geographischen Nachbarpopulation unterschieden, nämlich von den T.b.borneanus aus Kalimantan (also dem Süden der Insel):

Anzahl	Mittelwert	Standardabweichung
<u>T.banc.bancanus</u>		
3	53 mm	2,5 mm
<u>T.banc.borneanus</u> (<u>Kalimantan</u>)		
8	77 mm	21,6 mm

Die Irrtumswahrscheinlichkeit für eine tatsächliche Unterscheidung beträgt hier $p = 0,016$. Von den anderen Lokalpopulationen ließen sich zwar keine statistischen Sicherungen errechnen, doch bilden die Exemplare aus Sumatra und Belitung (T.b.bancanus) die Stichprobe mit der kürzesten Quaste und damit eine Tendenz, T.b.bancanus könnte sich diesbezüglich von T.b.borneanus tatsächlich unterscheiden.

3. 4. 6. Totale Länge

Die totale Körperlänge läßt sich fast nur an lebenden Tarsiern zuverlässig messen. Fixiertes Material und Bälge sind oft deformiert, und Skelette lassen eine solche Messung nicht zu. Weil sich lebende Tiere sehr wehren, haben wir auf dieses Maß bei vielen in der Wildbahn gefangenen Exemplaren verzichtet, so daß nur die Körperlängen von 6 T.bancanus zur Verfügung stehen. Diese Werte von 320 - 370 mm vermitteln aber bereits einen ungefähren Eindruck der Gesamtlänge dieser Art, wenngleich zur Verteilung kaum Angaben gemacht werden können. Im Vergleich zu anderen Meßstrecken aber wäre eine besondere Häufung der Werte zwischen 335 mm und 360 mm bei dieser Art zu erwarten.

3. 4. 7. Ohrlänge

Die Ohrlänge der drei Arten in Abb. 22 gibt wieder eine klare Trennung zwischen T.spectrum und den beiden anderen Spezies. Die Irrtumswahrscheinlichkeiten im Vergleich zu T.bancanus ($p = 0,000$) und T.syrichta ($p = 0,003$) verdeutlichen dies. Wegen des insignifikanten Bereiches von 31 mm bis 32 mm aber, und wegen der kleinen zur Verfügung stehenden Stichprobe von T.syrichta kann keine absolute Aussage gemacht werden. Unterartliche Unterschiede wurden wegen des lückenhaften Materials hier ebenfalls nicht untersucht.

3. 4. 8. Oberarmlänge und Humerus

Die Länge des Oberarmes ließ sich bei T.spectrum wegen einer zu geringen Anzahl von Meßwerten nicht mit den beiden anderen Arten rechnerisch vergleichen.

Während Abb. 18 keine Signifikanzen für bestehende

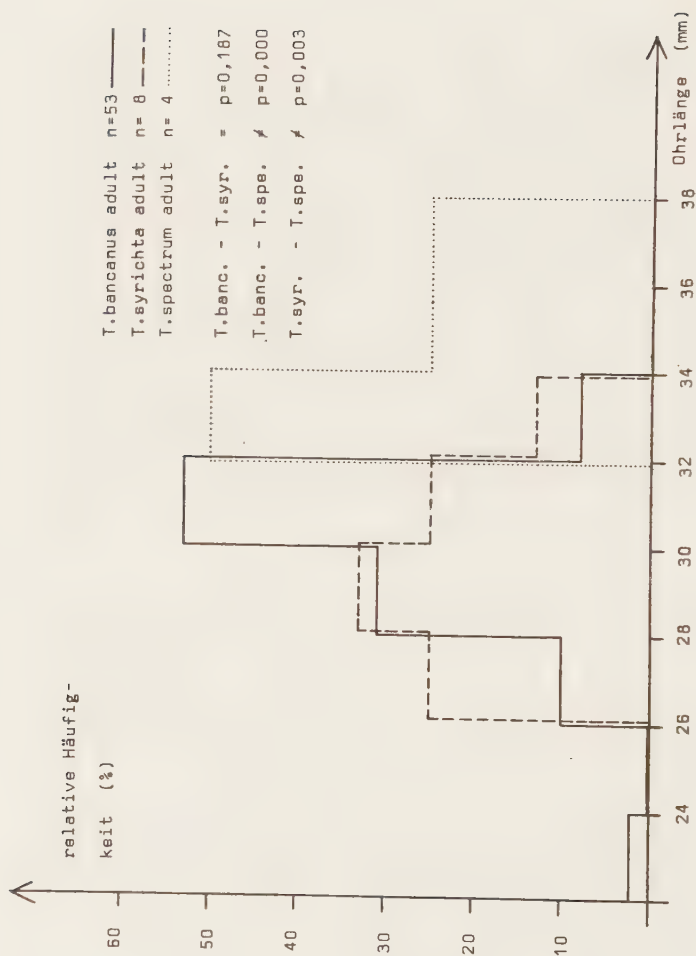


Abb. 22: Länge der Ohren von Pinnaspitze bis Concha.
Trotz kleiner Stichprobe hat T. spectrum signifikant die längsten Ohren.

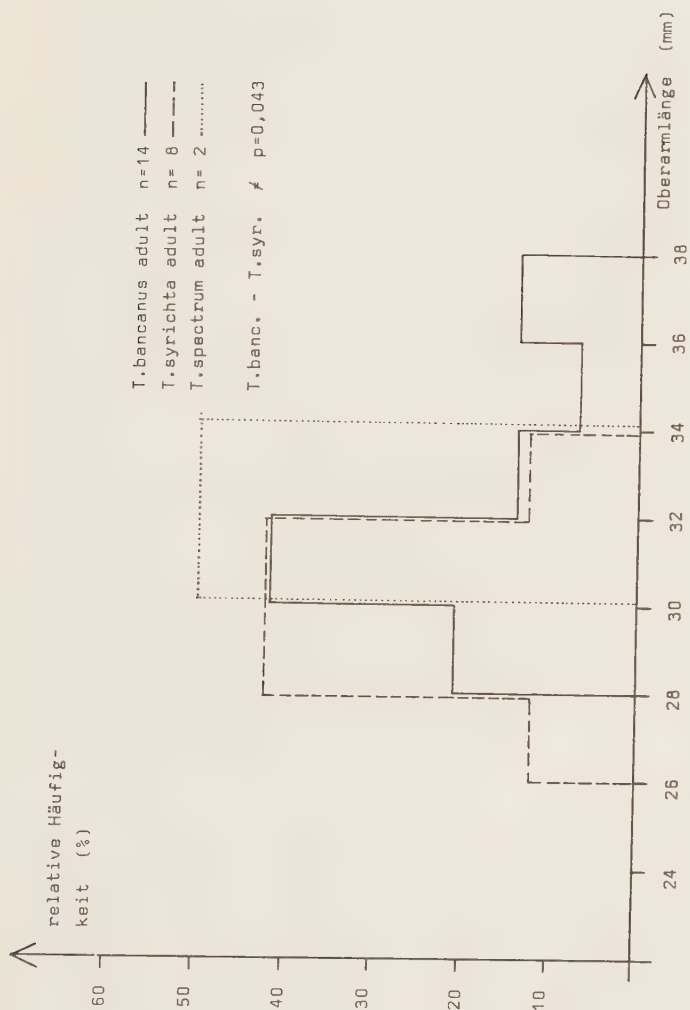


Abb. 23: Histogramme der Oberarmlängen der drei Arten.

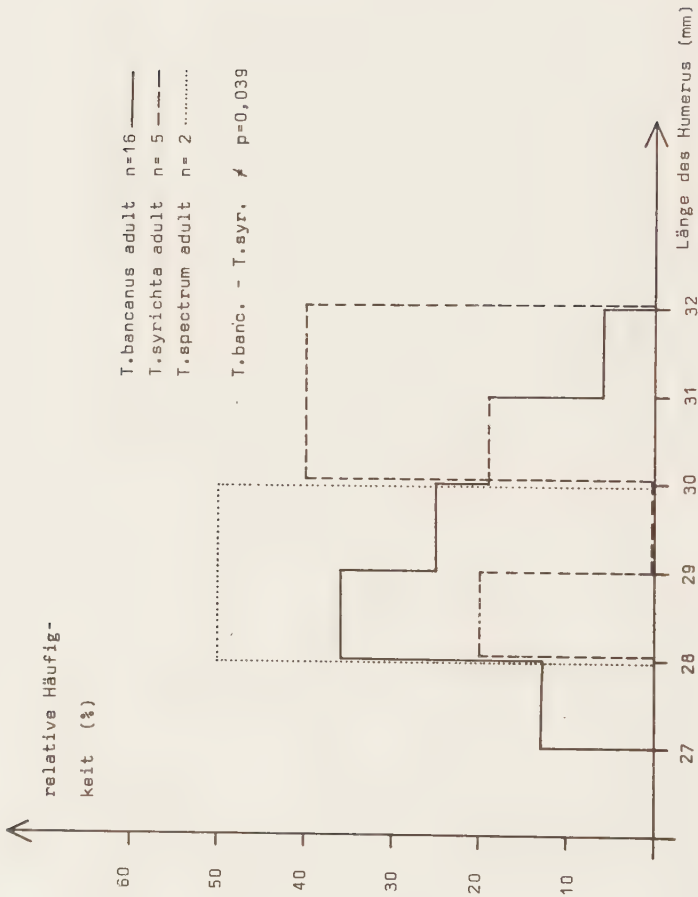


Abb. 24: Histogramme der Länge des Humerus bei den drei Arten.

Unterschiede der Rumpflängen zwischen T.syrichtha und T.bancanus erkennen ließ, ergeben hier (Abb. 23) die Messungen an den Oberarmen bereits einen gesicherten Unterschied. Dies liegt an der geringeren Streuung der Meßwerte der Oberarme von T.syrichtha. Die Durchschnittswerte der beiden Stichproben an der Vorderextremität unterscheiden sich nämlich nicht so stark (etwa 10 %) wie jene des Rumpfes, wo der Mittelwert des Rumpfes von T.syrichtha etwa 20 % unter jenem von T.bancanus gelegen hatte. Dieser prozentuale Unterschied führt zu dem allometrischen Indiz, daß T.bancanus in Proportion zur Rumpflänge einen durchschnittlich etwas kürzeren Oberarm aufweisen könnte als T.syrichtha. Das würde - wenn es sich anhand größerer Stichproben bestätigen läßt - bedeuten, daß sich T.bancanus wieder als der spezialisierteste Vertiko-vertikal-Springer der Gattung erweist, dessen Oberarm - außer beim Nahrungserwerb und beim Sich-Festhalten in Ruhe und im Schlaf - wenig Bedeutung bei der Lokomotion des Tieres einnimmt. Die Längen des Humerus (Abb. 24) verstärken trotz der kleinen Stichprobe von T.syrichtha diesen Eindruck, da hier sogar die absoluten Werte über jenen von T.bancanus liegen.

3. 4. 9. Unterarmlänge und Ulna

Das gleiche gilt für die Unterarmlänge der Arten T.syrichtha und T.bancanus (Abb. 25). Der Durchschnitt dieser Meßstrecke bei T.syrichtha von 38,6 mm ($n = 16$, Sigma = 1,5 mm) und jener von T.bancanus bei 40,9 mm ($n = 14$, Sigma = 2,0 mm) ergeben eine hohe Signifikanz für eine Unterscheidung der Arten nach diesem Maß ($p = 0,001$), obwohl sich die Variationsbreiten deutlich überlagern. Die Meßwerte von T.spectrum las-

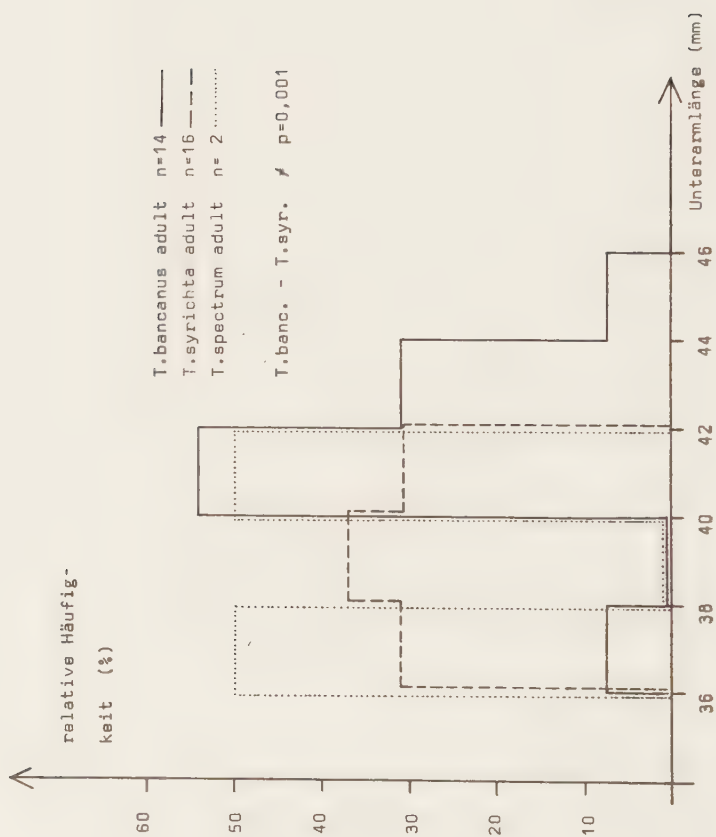


Abb. 25: Verteilung der Länge des Unterarmes, getrennt nach Arten.

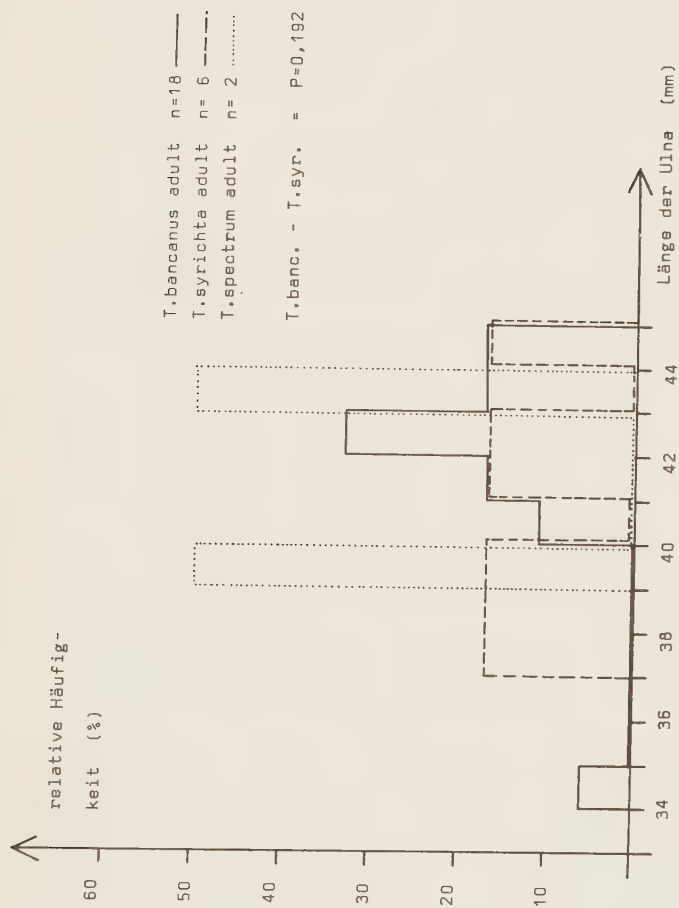


Abb. 26: Die Länge der Ulna bei den Stichproben der drei Arten.

sen keine definitiven Aussagen zu.

Die Länge der Ulna (Abb. 26) liefert zwar nur für T.bancanus einigermaßen zuverlässige Werte, doch liegt der Mittelwert der Maße von T.syrichta auch bei diesem Vergleich nur im Abstand von etwa 5 % (2 mm) von den Messungen an T.bancanus.

3. 4. 10. Fingerlängen

Trotz kleiner Stichproben von T.spectrum und T.syrichta lassen sich bezüglich der Fingerlängen oft recht signifikante, zum Teil sogar stark signifikante Aussagen im T-Test treffen. Dies hat seinen Grund in den meist recht großen Stichproben dieser Messungen an T.bancanus, der also rechnerisch wie optisch gutes Vergleichsmaterial liefert. Die Mittelwerte der Fingerlängen aller 5 Strahlen waren bei T.bancanus am größten, bei T.spectrum am kleinsten; die Werte von T.syrichta lagen dazwischen, meist recht gut abgesetzt von jenen von T.bancanus, aber nicht oder nur schlecht trennbar von den Messungen an T.spectrum (Abb. 27 - 31). Das klarste Bild liefert die Analyse des 3. Strahles. Hier unterscheiden sich alle drei Arten signifikant voneinander.

Einhergehend mit der stärkeren Anpassung an springende Fortbewegungsweise haben also T.syrichta und insbesondere T.bancanus auch längere Finger erworben, also größere Reichweite bei gespreizten Fingern und sicheren Griff beim Landen: ein längerer Ober- oder Unterarm würde gegen einen falsch platzierten Griff keine Verbesserung bedeuten. Während ein Fehlgriff beim Klettern oder auch noch beim Laufen im Geäst eher korrigiert werden kann, bedeutet er beim nächt-

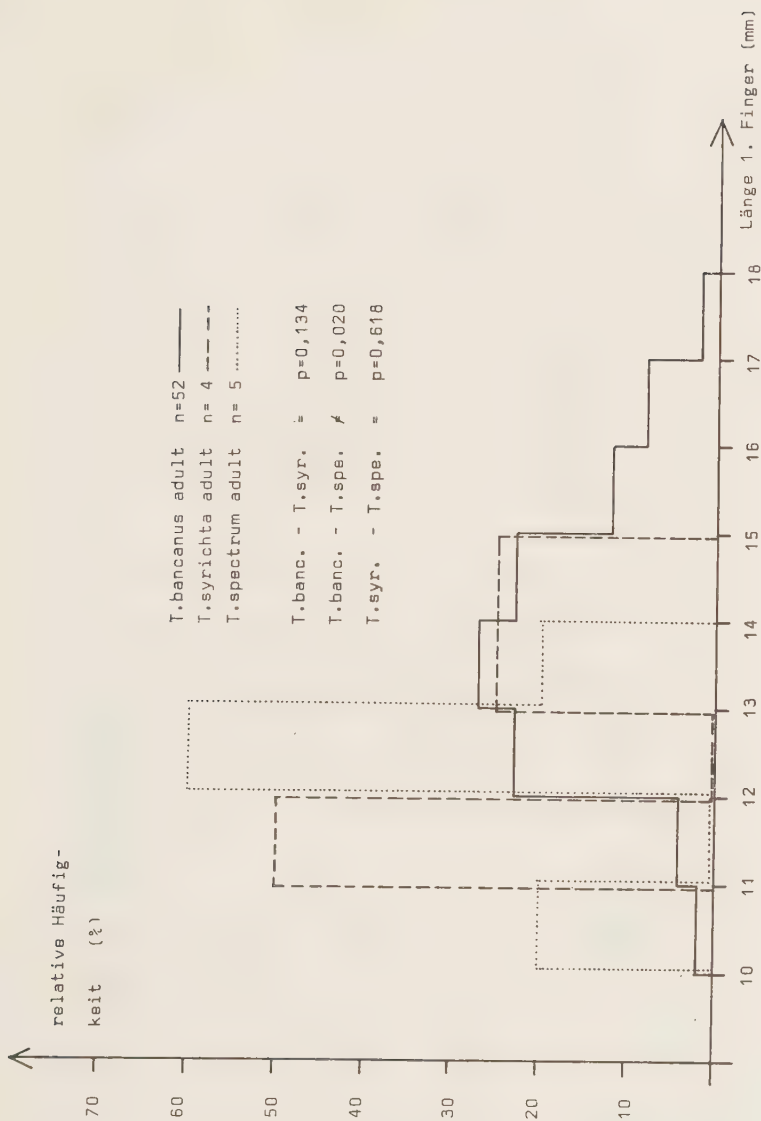


Abb. 27

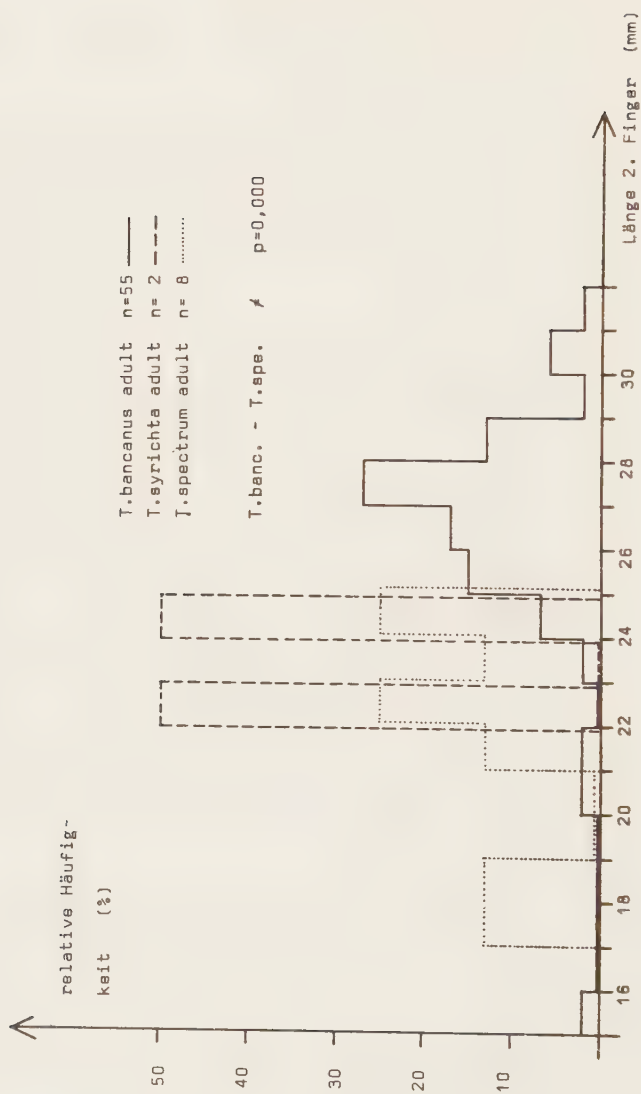


Abb. 28

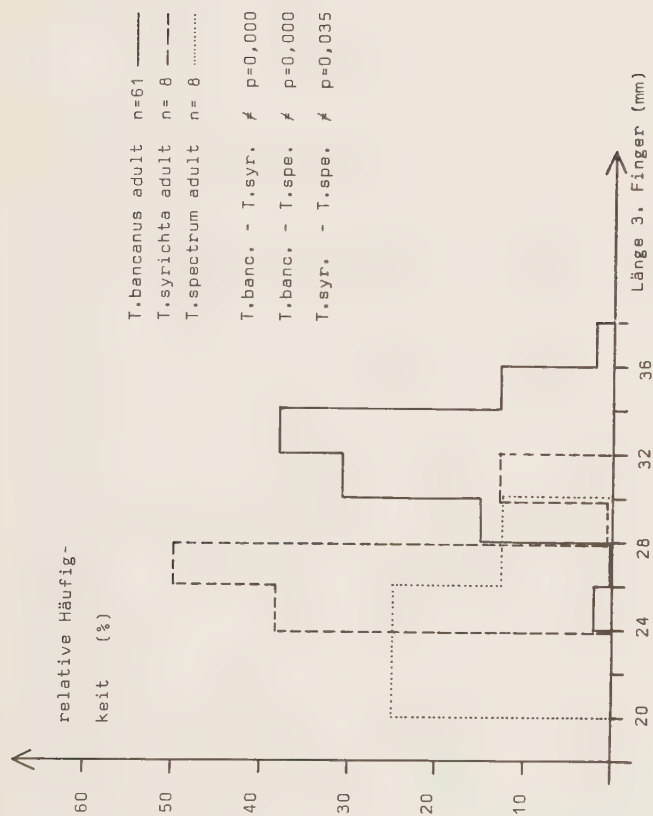


Abb. 29

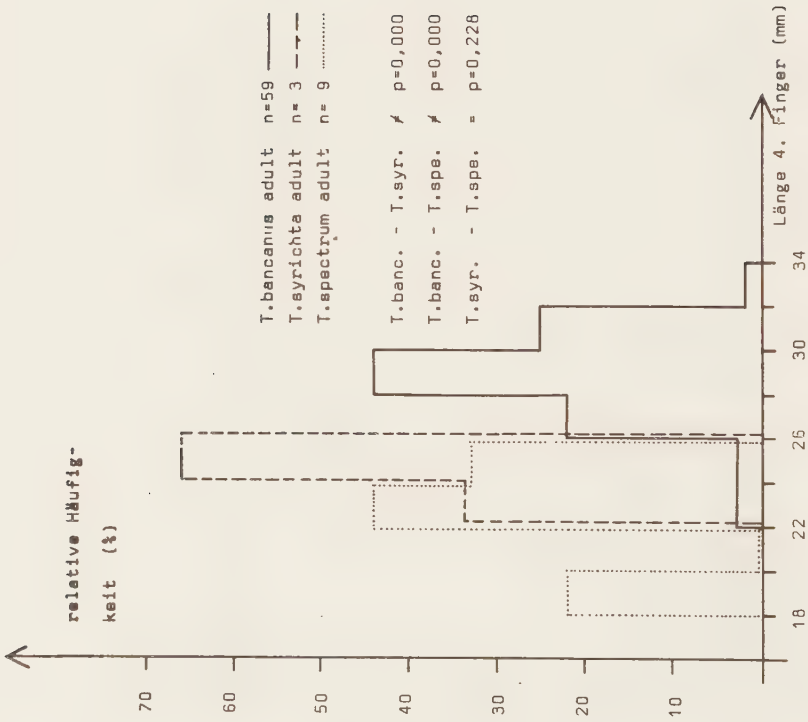


Abb. 30

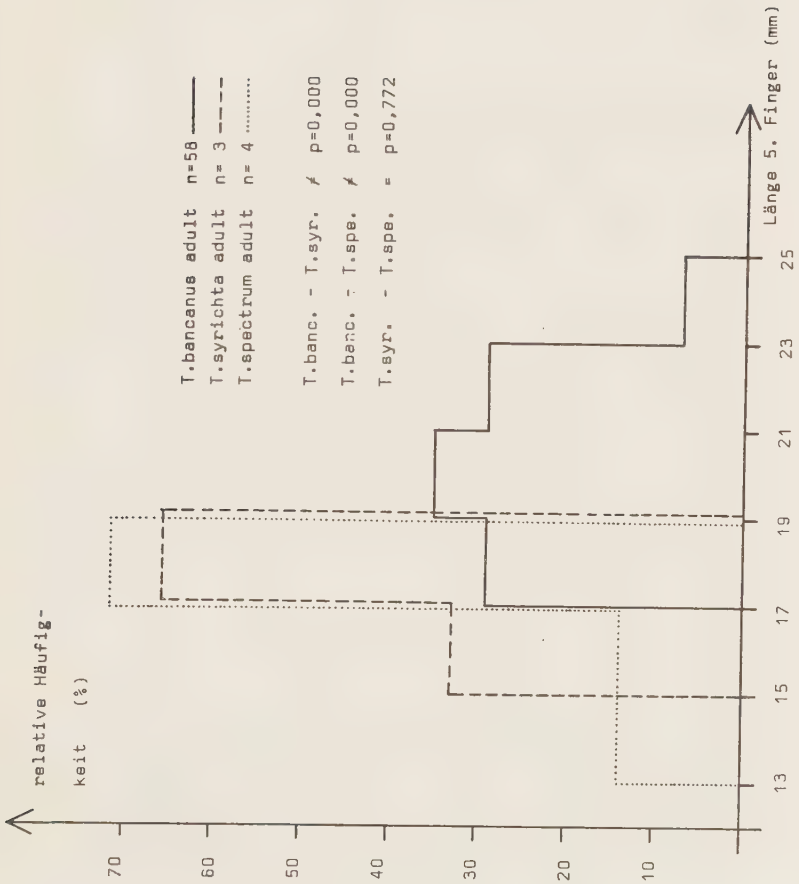


Abb. 31

Abb. 27 - 31: Die Längen der Finger bei den drei Arten der Gattung T. spectrum hat in allen Stichproben, die zum Teil von verschiedenen Individuen stammen, die kürzesten Finger (Erläuterung im Text).

lichen Umherspringen viel leichter einen Absturz. In diesem Sinne ist die Verlängerung der Strahlen an der Hand bei T.bancanus im Hinblick auf die Lokomotion zu deuten.

Daneben ist es ethologisch-ökologisch von Belang, daß T.bancanus seine Beute fast ausschließlich - natürlich meistens nachts - durch einen Beutesprung erreicht. Auch bei T.syrichta ist hierfür eine ganz hohe Präferenz gegeben, doch akzeptieren Tiere dieser zweiten Art beispielsweise in Gefangenschaft auch nicht-lebendes Futter (ULMER, 1963; PODOLSCHACK, pers. Mitteilung), eine Tatsache, die für gesunde T.bancanus als fast ausgeschlossen angesehen werden muß (SPRANKEL und LORENZ, in Vorbereitung; eigene Beobachtung). Deshalb muß man die längeren Finger von T.bancanus zugleich als besonders weitgehende Adaptation an den nächtlich ausgeführten Beutesprung sehen, welcher bei der zum Teil flinken Beute eine sehr hohe Griffsicherheit verlangt, auch bei nicht präzis geführtem Zugriff.

3. 4. 11. Oberschenkel- und Femurlänge

Die Längen der Oberschenkel (Abb. 32) und der Femora (Abb. 33) ergeben für die Arten T.bancanus und T.syrichta hochsignifikante Unterschiede. Die Variationsbreiten liegen schon fast getrennt nebeneinander; Überlappungen kommen nur in ganz wenigen Prozentsen vor. Die Unterscheidung der Populationen anhand der Oberschenkellänge war mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $p = 0,000$ möglich. Auch bei der Länge des Femurs errechnete sich aufgrund der Stichproben die gleiche Irrtumswahrscheinlichkeit für einen tatsächlichen Unterschied.

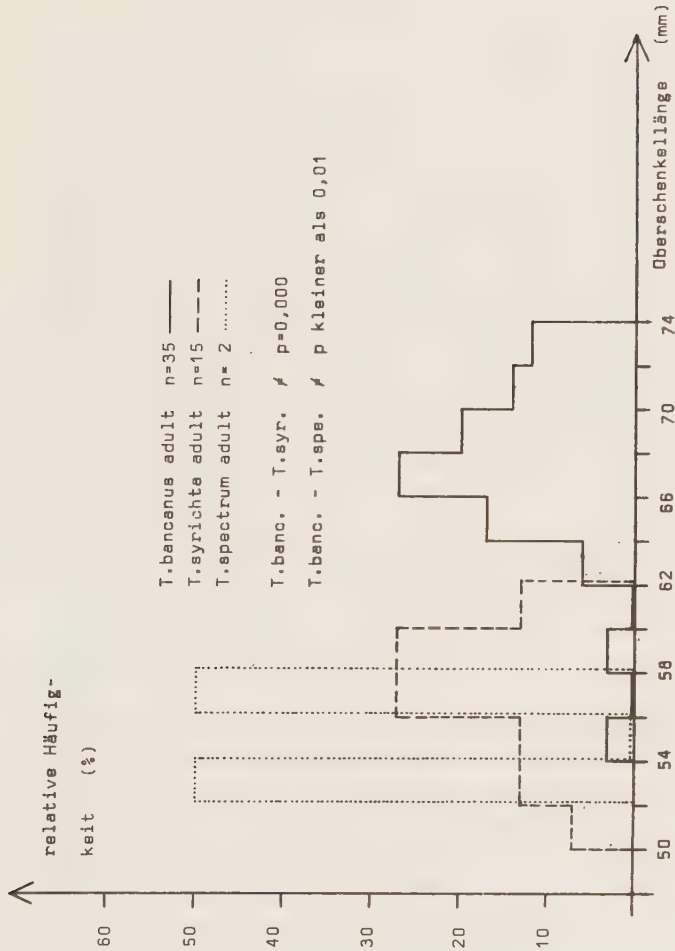


Abb. 32: Verteilungen der Oberschenkelängen bei den drei Spezies.

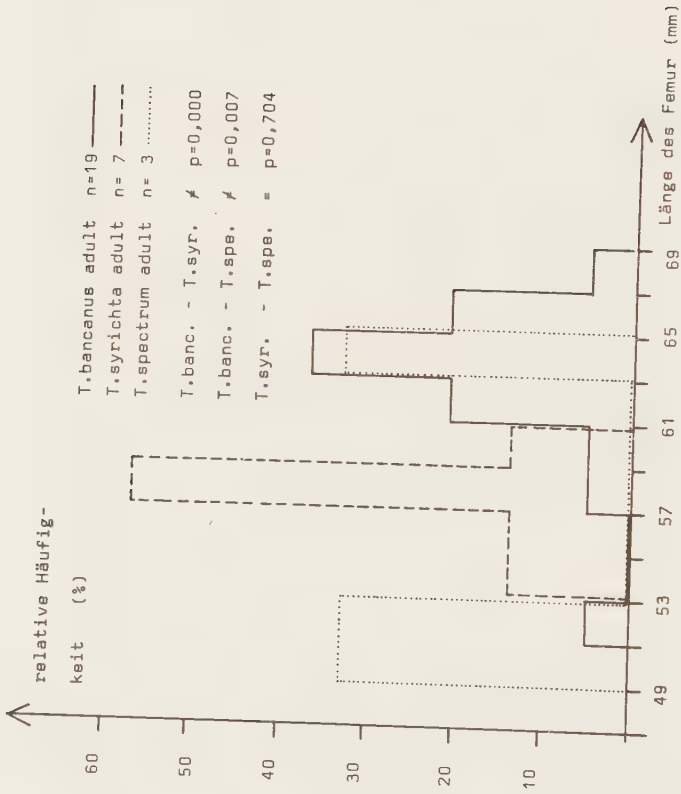


Abb. 33: Artenvergleich der Femurlängen.

Bei den Maßen des Oberschenkels war für T.spectrum wegen des Vorhandenseins von nur 2 Meßwerten kein T-Test mit dem vorliegenden Programm möglich, doch sind die beiden Werte jenen von T.bancanus so unähnlich, daß auch hier eine signifikante Unterscheidung zu erwarten ist. Hierzu folgende Schätzungen einer Irrtumswahrscheinlichkeit: Nur 6,6 % (2 Tiere) der Stichprobe von T.bancanus haben mit den beiden T.spectrum vergleichbare Oberschenkel­längen. Alle anderen Exemplare von T.bancanus liegen mit ihren Werten deutlich abgesetzt und weit darüber. Würden wir annehmen, T.spectrum hätte statistisch eine gleiche Oberschenkel­länge wie T.bancanus, so bestünde unter Berücksichtigung der Verteilung der Stichprobe von T.bancanus maximal 7 % Wahrscheinlichkeit, ein adultes Exemplar mit solch kurzem Oberschenkel zu fangen. Der Wiederholungsfall, 2 Tiere mit etwa solch einem Maß zu fangen, hätte die Wahrscheinlichkeit $2 \cdot 0,07^2 = 0,0098$. Hiernach bestünden also etwa 99 % Wahrscheinlichkeit, daß die kurzen Oberschenkel der beiden T.spectrum kein Zufall sind, sondern gegenüber T.bancanus einen echten Art­unterschied darstellen.

Bei den gemessenen 3 Femurlängen von T.spectrum läßt sich ebenfalls ein signifikanter Unterschied feststellen. Jedoch war eine Unterscheidung von T.syrich­ta und T.spectrum nach der Länge des Femurs im Mittelwertvergleich ebensowenig möglich wie bei dem Vergleich der Oberschenkel­maße der selben Arten. Unterschiedliche Verteilungen der Femurlängen werden aber bereits aus der Abbildung ersichtlich. Bei den unterschiedlichen Standardabweichungen von 1,8 mm (T.syrich­ta) und 7,8 mm (T.spectrum) wurde ein χ^2 -Wert von 6,4 ermittelt und eine Irrtumswahrscheinlich-

keit für unterschiedliche Verteilung von $p = 0,011$. Dies könnte wieder für die Hypothese sprechen, die Art T.spectrum weise als der am wenigsten extrem sprungadaptierte rezente Tarsier die größte Standardabweichung in den Anteilen der Sprungextremität auf. (Eingehende Interpretation der Streuungen siehe unten.)

3. 4. 12. Unterschenkel- und Tibialänge

Für die Längenmaße der Unterschenkel ergibt sich ein sehr ähnliches Bild wie jenes, welches bei der Betrachtung der Messungen an den Oberschenkeln auftrat. T.bancanus und T.syrichtha unterscheiden sich auch nach diesem Merkmal mit einer Signifikanz von $p = 0,000$. Trotz kleinerer Stichprobe ist die Standardabweichung (Abb. 34) von T.syrichtha ($\text{Sigma} = 4,6 \text{ mm}$) deutlich größer als jene von T.bancanus ($\text{Sigma} = 2,7 \text{ mm}$). Die beiden Werte von T.spectrum liegen beide unterhalb der 3%-Grenze der Stichprobe von T.bancanus. Für sie würde sich analog der für den Oberschenkel aufgemachten Überlegung eine Irrtumswahrscheinlichkeit für einen tatsächlichen Unterschied in Höhe von etwa 1 Promille oder sogar darunter errechnen.

Bei den Messungen an den Tibien der drei Arten (Abb. 35) sticht wiederum T.bancanus deutlich von den beiden anderen Spezies ab. Rechnerisch unterscheiden sich hier die Standardabweichungen von T.bancanus und T.syrichtha fast nicht, doch liegen bei beiden Arten nur etwa halb so große Stichproben vor wie bei den entsprechenden Lebendmaßen.

T.spectrum unterscheidet sich von T.bancanus trotz nur 3 Meßwerten der Tibia mit einer Irrtumswahrschein-

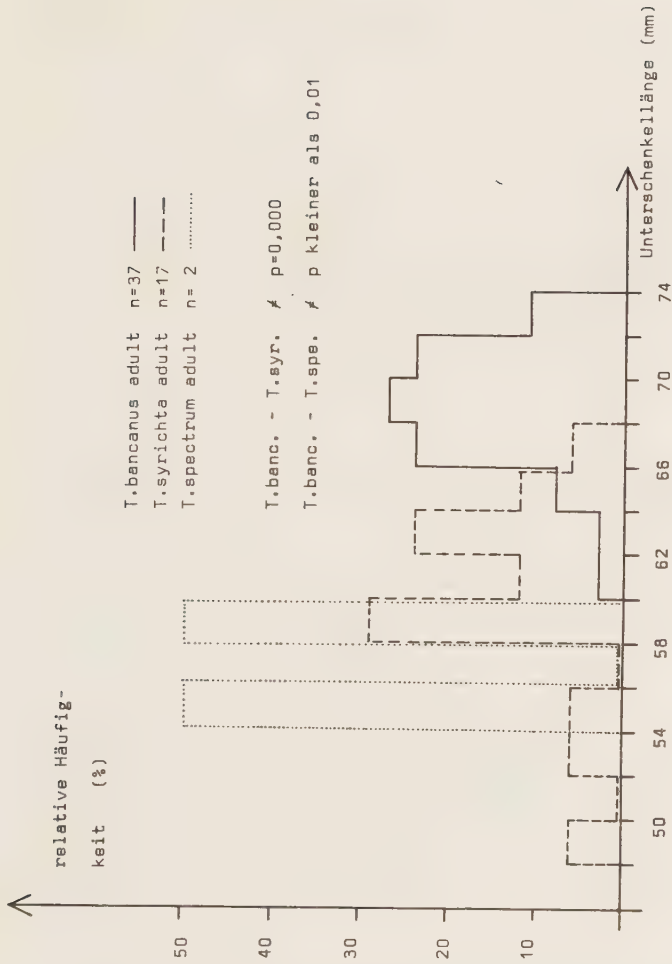


Abb. 34: Histogramme der Unterschenkelängen bei den drei Arten.

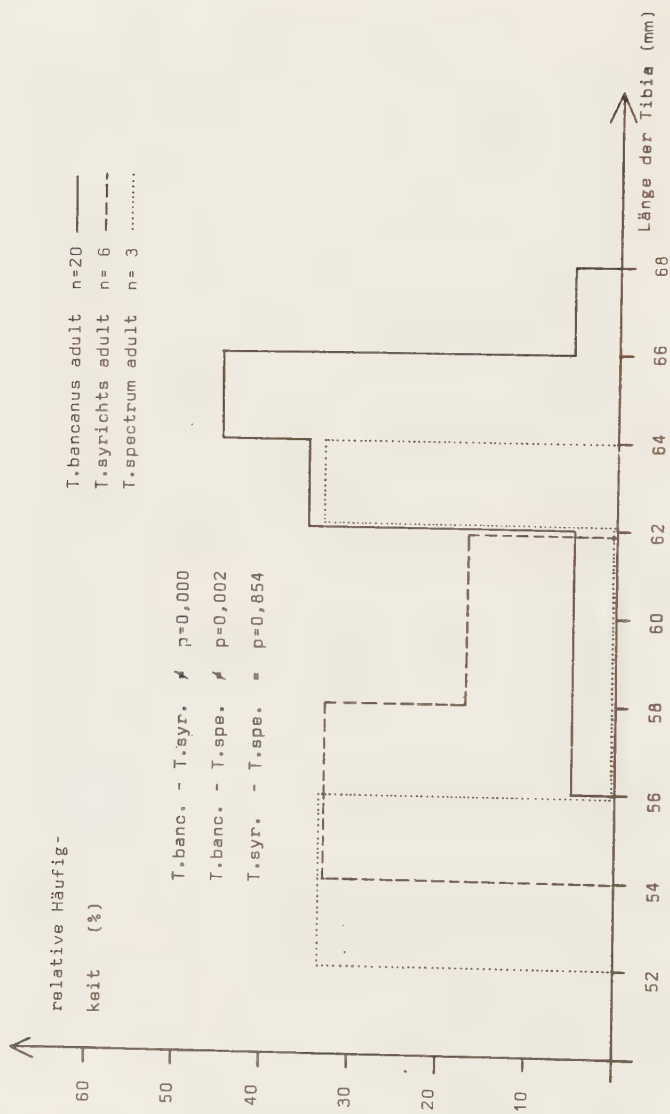


Abb. 35: Artenvergleich der Tibialängen.

lichkeit von $p = 0,002$, was den Aussagewert der Wahrscheinlichkeitsüberlegung des Artenunterschiedes beim Maß des Unterschenkels unterstreicht.

3. 4. 13. Hinterfußlänge

Die Meßwerte des Hinterfußes (Abb. 36) deuten, wie auch die Histogramme von Ober- und Unterschenkel, wieder eine Tendenz an, nach der *T.spectrum* wieder den kürzesten Extremitätenanteil aufweisen könnte, gefolgt von *T.syrichta* und dann von *T.bancanus*, welcher ohne Zweifel durchschnittlich längere Hinterfüße hat als die beiden anderen Arten.

3. 4. 14. Fußwurzel und Calcaneus

Auch die Messungen an den Fußwurzeln von *T.bancanus* und *T.syrichta* fügen sich genau in dieses Bild ein (Abb. 37). Neben dem signifikanten Unterschied im T-Test von $p = 0,000$ weist auch hier *T.syrichta* bei nicht einmal halb so großer Stichprobe eine bereits deutlich größere Streuung auf.

Der Vergleich der Stichproben der Messungen an den Calcanei der drei Spezies (Abb. 38) gibt nur bei *T.bancanus* eine einigermaßen befriedigende Verteilung: die 3 beziehungsweise 4 Meßwerte der anderen Arten lassen keine Aussagen über deren durchschnittliche Calcaneuslänge oder deren Verteilung zu.

3. 4. 15. Beinlänge total

Bei den wenigen Werten der gesamten Beinlänge (Abb.39) von *T.bancanus* und *T.syrichta* ließ sich jedoch bereits eine Aussage treffen; die Wahrscheinlichkeitsrechnung des T-Tests ergab $p = 0,003$, was bezüglich

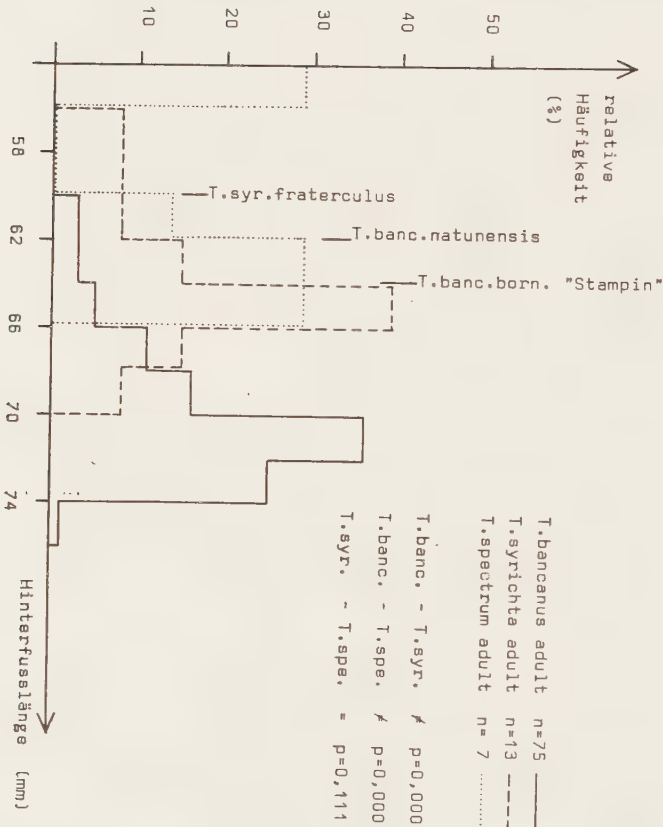


Abb. 36: Verteilung der Meßwerte der Hinterfußlängen bei den drei Arten (Erläuterung im Text).

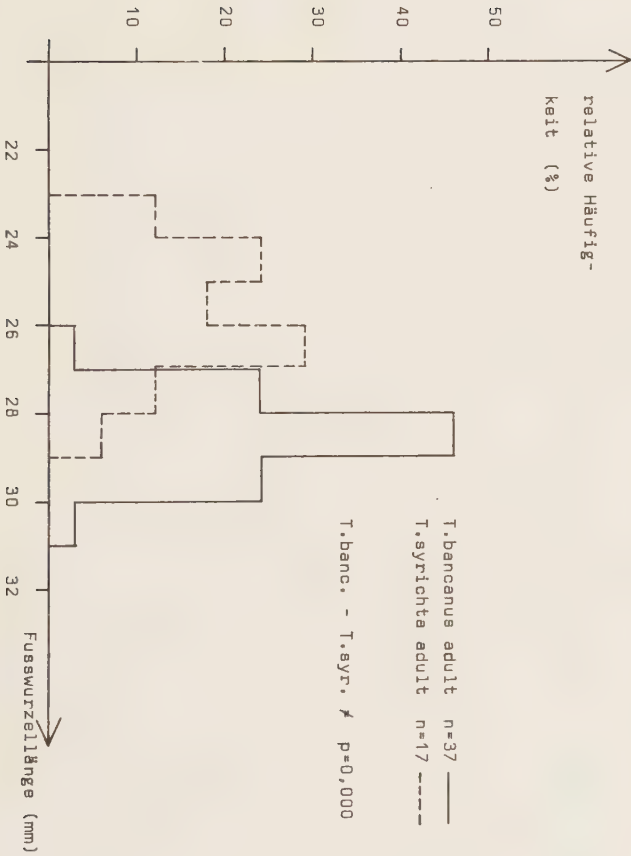


Abb. 37: Vergleich der Längen der Fußwurzel bei T. syrichta und T. bancanus.

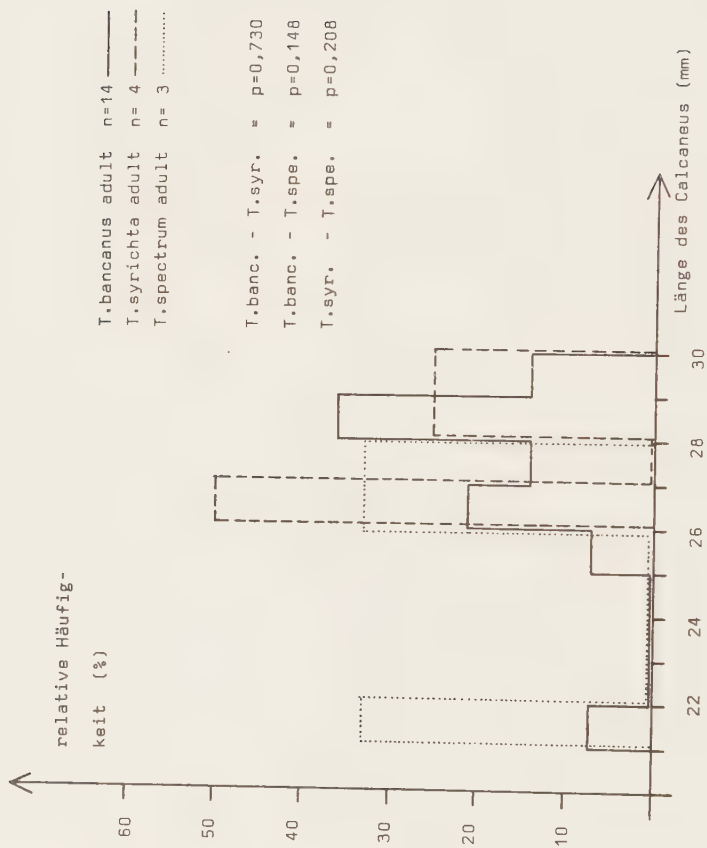


Abb. 38: Längen des Calcaneus als Artenvergleich im Histogramm.

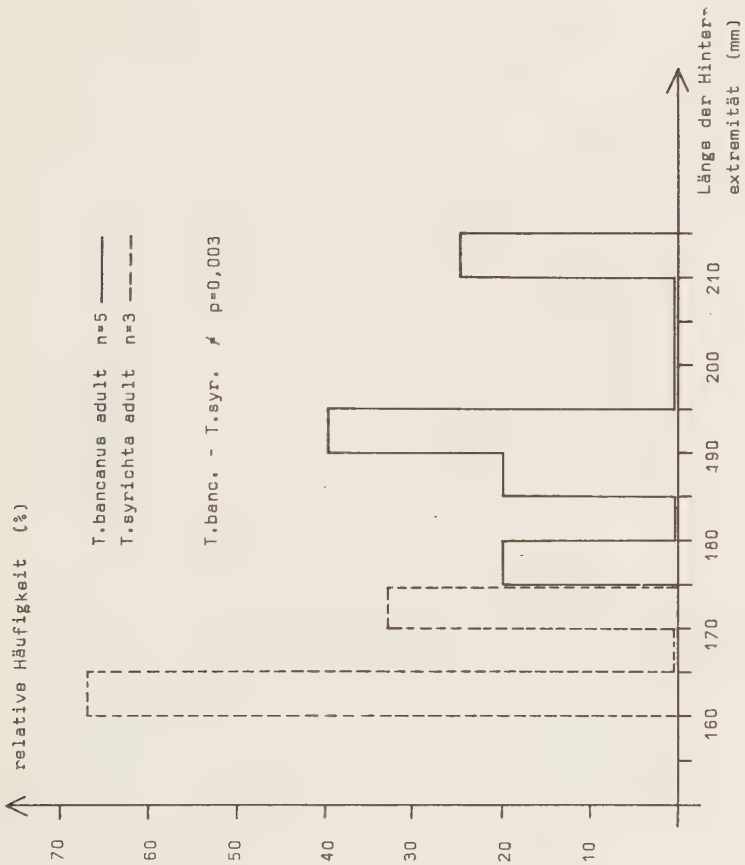


Abb. 39: Länge der Hinterextremität vom Trochanter bis zur Zehenspitze des vierten Strahls bei T. syricta und T. bancanus.

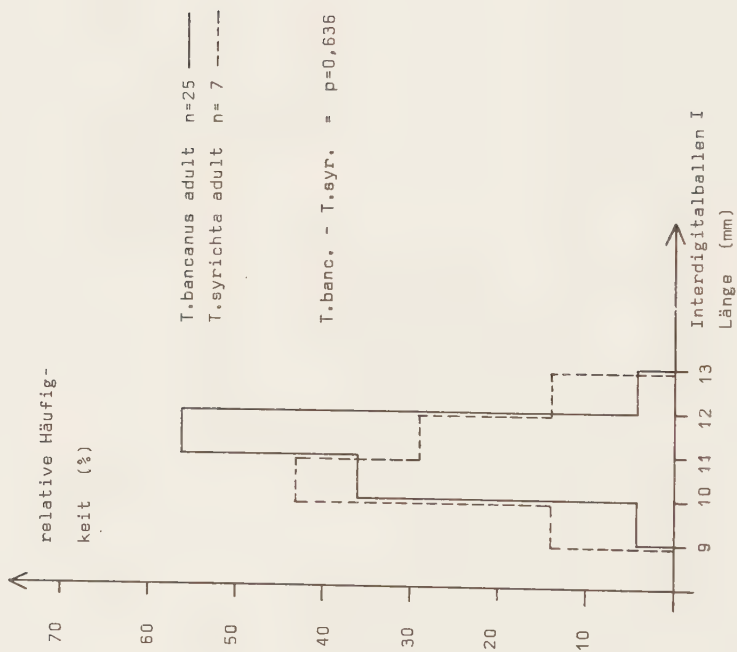


Abb. 40: Länge des Interdigitalballen I am Fuß von T. syrichta und T. bancanus.

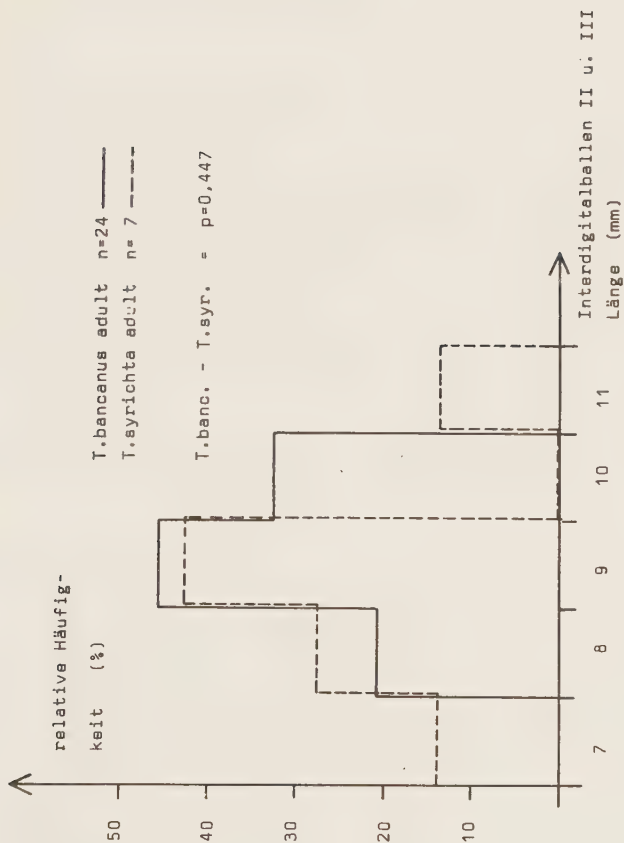


Abb. 41: Histogramme der Längen des Interdigitalballen (II+III) von T. syrichta und T. bancanus

der Interpretation mit den zahlreicheren Messungen der anderen Anteile der Sprungextremität voll übereinstimmt.

3. 4. 16. Messungen an Mittelfuß- und Zehenballen

Die Interdigitalballen I und (II+III) wurden nur bei T.bancanus und T.syricha gemessen (Abb. 40 und 41). Ihre Werte lieferten Anhaltspunkte dafür, daß sich diese Maße bei den beiden Arten nicht unterscheiden. Dies besagt im Vergleich zu den offensichtlichen Unterschieden der langen Extremitätenanteile, daß sich das Ausmaß der Interdigitalballen mit zunehmender Spezialisierung an den Sprung nicht zu ändern braucht. Hier wäre es vielleicht sinnvoll, die Wölbung der Ballenoberfläche in deren Längs- und Querachse festzustellen (vgl.: BIEGERT, 1961).

Im Gegensatz dazu ergibt sich ein hochsignifikanter Unterschied der größten Durchmesser der Großzehenbeere (Abb. 42). T.syricha ist auch in diesem Maß deutlich kleiner. Der bezüglich seiner Lokomotion am höchsten spezialisierte T.bancanus zeigt an diesem Vergleich die funktionelle Bedeutung der Großzehenbeere bei der Fortbewegung. Da sich Tarsius im Normalfall im schrägen Rückwärtssprung abstemmt, und sich gleichzeitig in eine Rotation um die Körperachse versetzt, um mit der Ventralseite gegenüber dem senkrechten Stamm zu landen, benötigt er ein morphologisches Substrat, um sich diesen "Drall" geben zu können.

Von größerer Bedeutung ist die Großzehenbeere vor allem aber bei der Landung an einem senkrechten Stämmchen, insbesondere beim Nahrungserwerb im Geäst, wenn die Hände ganz oder teilweise zum Ergreifen und Fi-

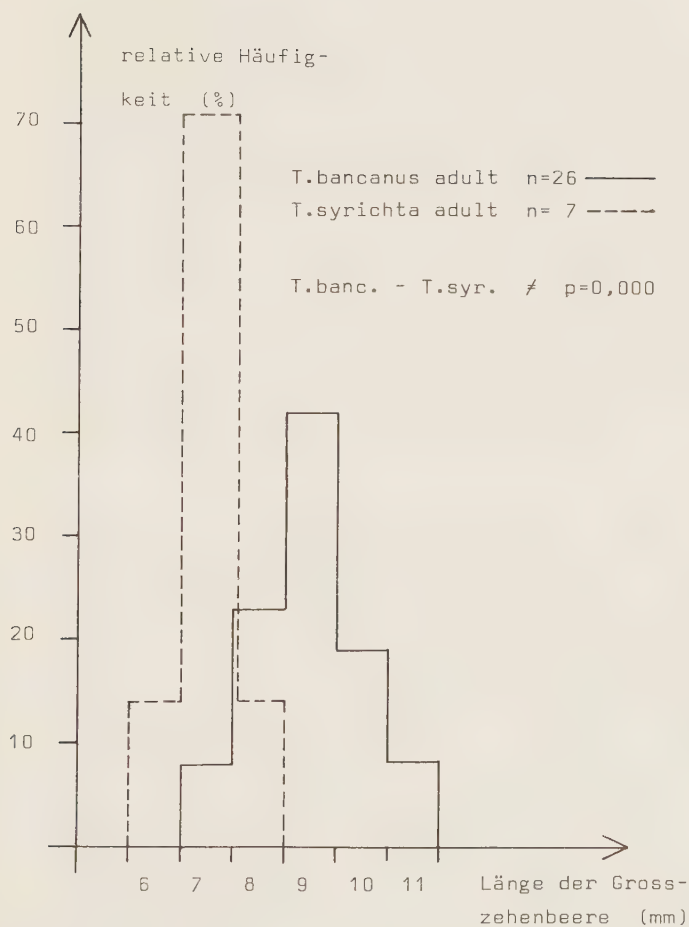


Abb. 42: Vergleich des größten Durchmessers der Großzehenbeere bei T. syrichta und T. bancanus.

xieren der Beute gebraucht werden und der Tarsier sich nur durch kräftigen Zugriff mit den Füßen festhalten kann. Bei der Landung auf dem Boden spielt sie eine vergleichsweise untergeordnete Rolle. Diese Gegenüberstellung zeigt, daß die morphologische Passung sowohl hier als auch bei den langen Anteilen der Hinterextremität ein klares Abbild der ethologischen Verhältnisse liefert: I. syrichta, der sich außerhalb springender Fortbewegung nicht nur an senkrechten Stämmchen auf- und absteigend bewegt, sondern zuweilen regelrecht im Geäst umherklettert, der sich in immerhin beachtlichen Prozentsätzen in der Ruhe schräge - und nicht wie I. bancanus ausschließlich vertikale - Äste aussucht, und der auch öfters einmal auf schrägen Ästen quadruped läuft (SPRANKEL und LORENZ, in Vorbereitung), hat außer kürzeren Hintergliedmaßen auch einen kleineren Großzehenballen.

Das "Spannen" nach Beute (SPRANKEL, 1965) wird ausgeführt, wenn sich diese in Griffweite aufhält. Sie wird dann mit beiden Händen ergriffen, während nur die Füße den Tarsier halten. In einer solchen Situation und beim Festhalten in Ruhe und Schlaf, dürfte die Beanspruchung der Zehenbeeren bei allen drei Arten etwa gleich sein. In jenen Fällen, in denen für I. spectrum ausreichendes Material vorhanden war, ließ diese Art erkennen, daß sie am wenigsten extrem an die springende Fortbewegung von senkrechtem zu senkrechtem Substrat angepaßt ist. Vom funktionsmorphologischen Befund her kann man erwarten, daß I. spectrum vermutlich, mehr noch als I. syrichta, sich kletternd fortbewegt, mehr quadruped läuft als jener und wohlmöglich öfter als jener den Boden aufsucht. Bei den Betrachtungen der einzelnen Anteile des Sprungbeines soll mit der der Zehen geschlossen werden.

3. 4. 17. Zehenlängen

Im Gegensatz zur Fingerbeere des Großzehes ist die Länge dieses Strahles bei den Arten der Gattung nicht oder nur bei größeren Stichproben statistisch und unwesentlich unterschieden. Die Grifffläche des Großzehes setzt sich aber, wie Abb. 43a und besonders die Abbildung des Fußes eines in Ruhe sitzenden Tarsiers (Abb. 43b) zeigen, im Interdigitalballen I fort. Während hier die Vergrößerung lediglich des Ballens zur Sicherung der Funktion genügte, lassen sich dagegen beim 3. und 4. Zeh signifikante Unterschiede zwischen den einzelnen Arten nachweisen (Abb. 46 und 47). Die Strahlen 1, 2 und 5 (Abb. 44, 45 und 48) machten demgegenüber keine sehr einschneidenden Veränderungen durch, welche sich bereits in solch kleinen Stichproben darstellen würden.

Die Abb. 43b und 43c zeigen die Funktion des Tarsiusfußes in Ruhe (b) und während einer Landung an vertikalem Substrat beim Beutesprung. In Ruhe liegt die ganze Fläche des Mittelfußes auf. Strahl 1 und 5 verankern den Fuß leicht am Stamm während die Zehenbeere des 4. Strahles den Untergrund nicht berührt: Ein Abrutschen des Fußes verhindern neben den Interdigitalballen die Zehenbeeren des 2. und 3. Strahles. Bei der in Abb. 43c gezeigten Landung während des Beutesprungs greifen Strahl 1 einerseits und Strahl 4 und 5 gemeinsam andererseits, fast in einem Winkel opponiert, der dem von 180^0 schon recht nahe kommt. Thenar und Hypothenar berühren den Stamm nicht. Hier verleihen die Beeren des 2. und des 3. Strahles dem Fuß lediglich Halt gegen laterale Rotation.

Während für den 2. Strahl die Stichproben für definitive Aussagen zu gering waren, zeigt die Abb. 46



Abb. 43: a) Plantaransicht des Fußes von T. bancanus.

Der Interdigitalballen I setzt die Griff-
fläche des Ballens am 1. Strahl fort, während der In-
terdigitalballen (II + III) zwischen dem 2. und 3.
Strahl liegt.

b) Hinterfuß eines in Ruhe sitzenden T. bancanus

c) Hinterfuß eines bei einem Beutesprung an
senkrechtem Stämmchen landenden T. bancanus.

(Die Interdigitalballen I und (II + III) sind in b)
und c) schraffiert. Weitere Erläuterung im Text).

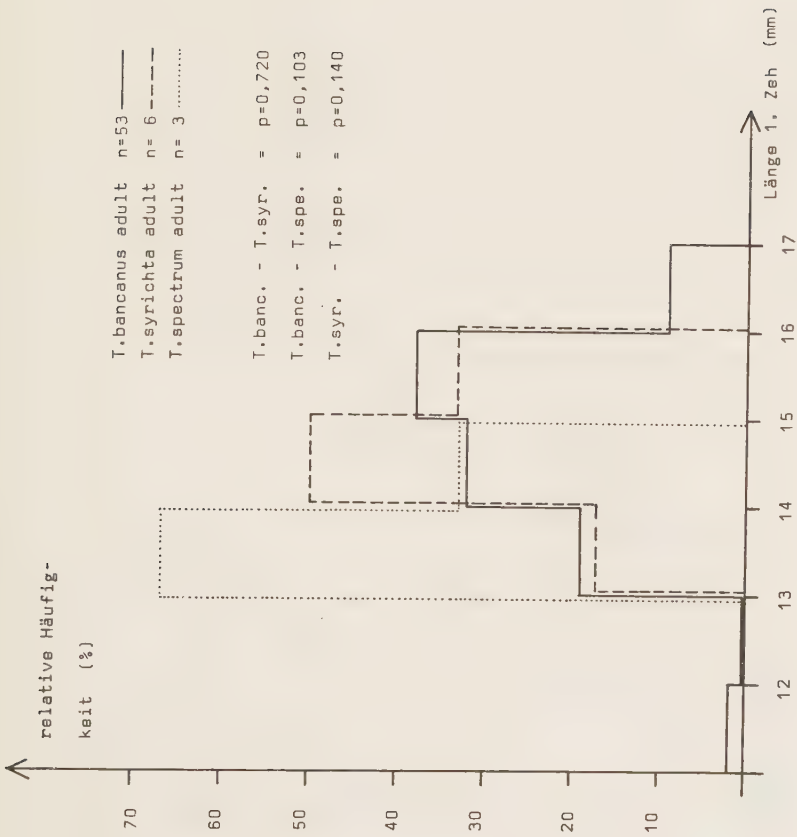


Abb. 44

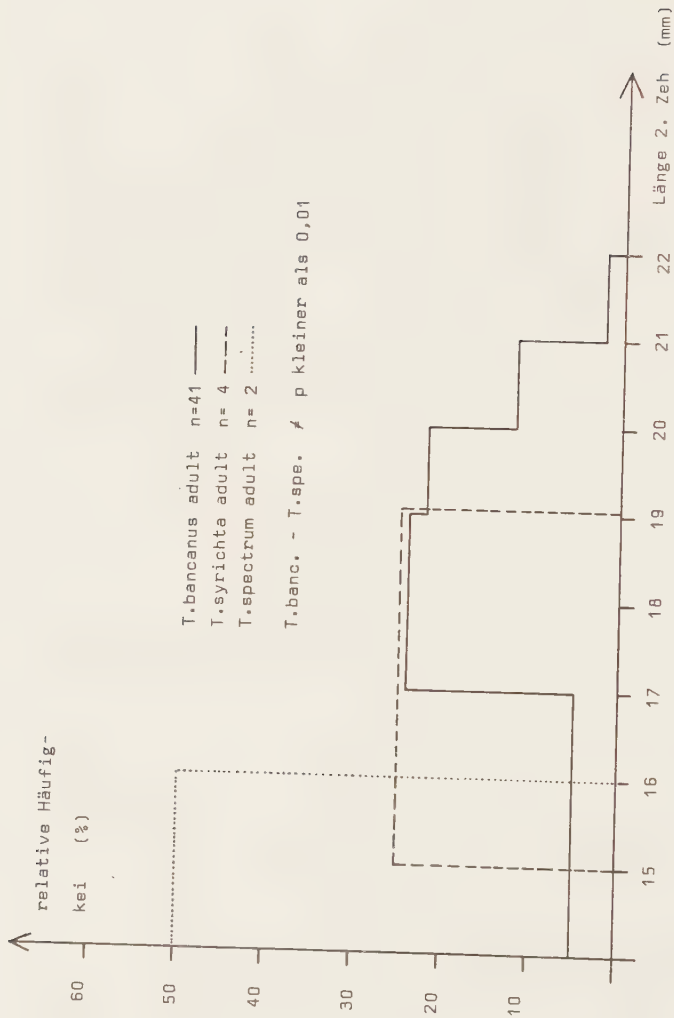


Abb. 45

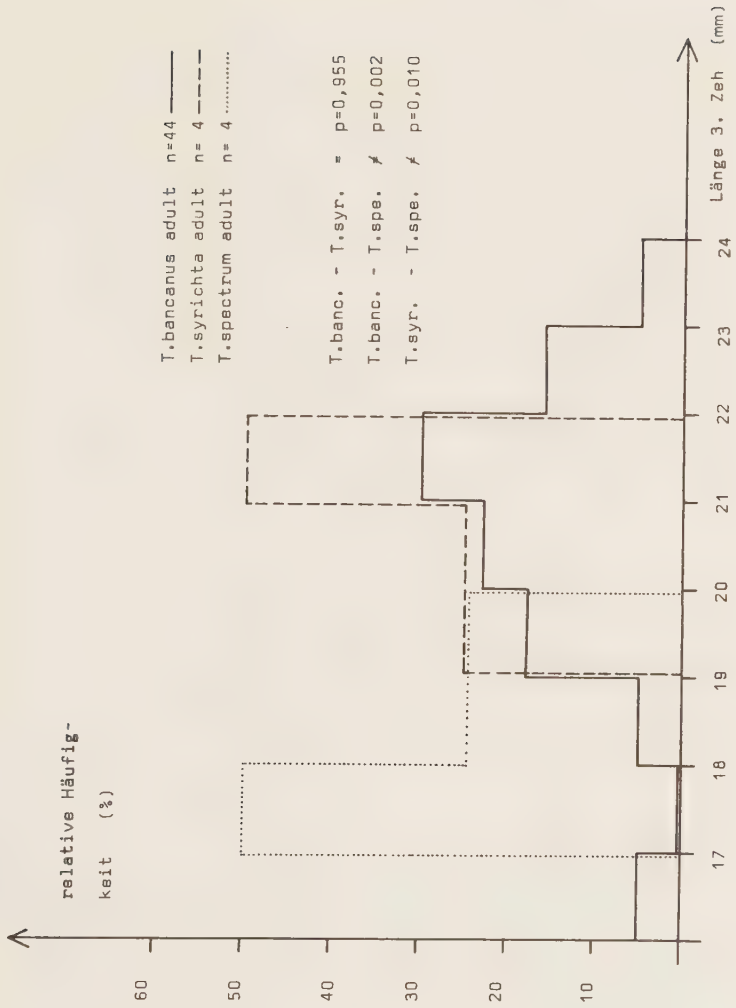


Abb. 46

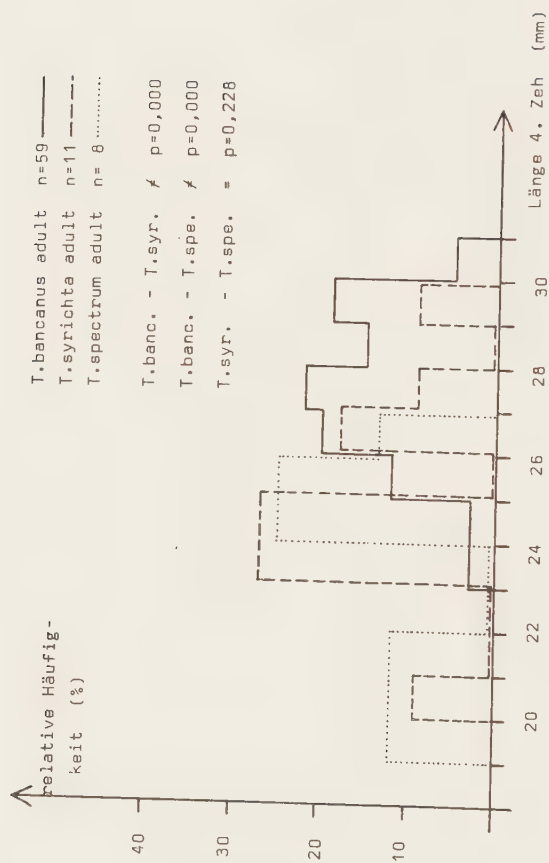


Abb. 47

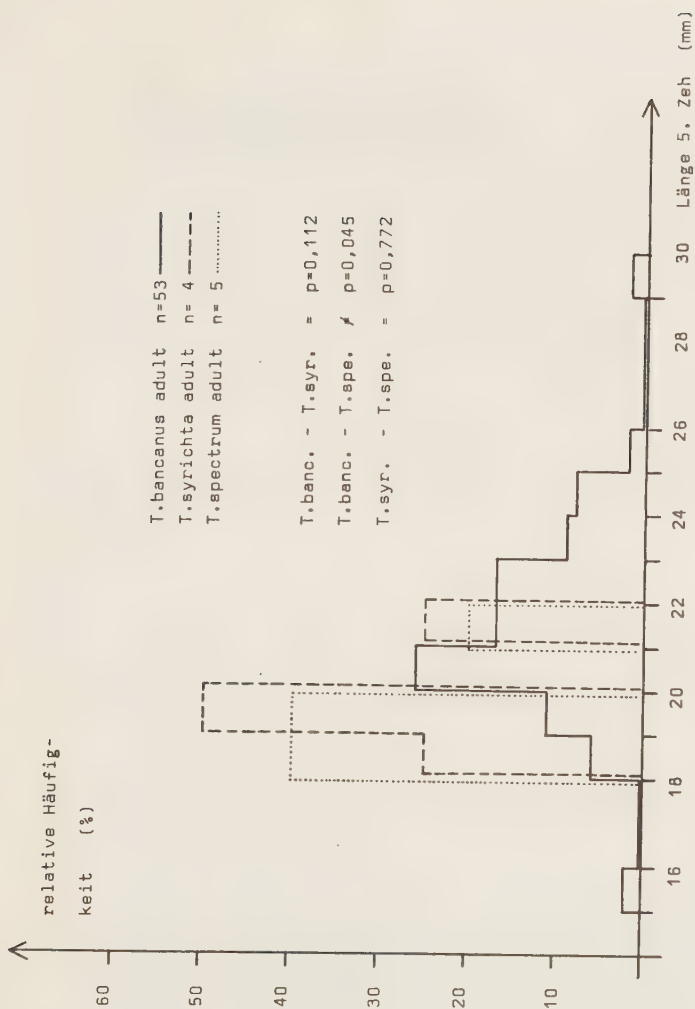


Abb. 48

Abb. 44 - 48: Histogramme der Zehenlängen der drei Arten (Interpretation im Text).

der Meßwerte des dritten Zehs, daß T.syrichtha und T.bancanus sich in diesem Maß mit großer Wahrscheinlichkeit nicht unterscheiden, beide also hier die gleichen Merkmale ausgebildet haben. Nur in der Ausbildung des 4.Zehs ist T.bancanus mit Sicherheit den beiden anderen Arten hinsichtlich der morphologischen Anpassung überlegen, weil er mit deutlich längerem 4. Zeh am weitesten greifen kann (Zur Muskulatur des Fußes vergleiche auch WROBEL, 1965). Wenn MAURER (1970/71) sagt, "daß sich die Lokomotionsweise" der Primaten "vorwiegend an den distalsten Abschnitten der Extremitäten abzeichnet", so gilt dies doch wohl nur mit der von ihm gemachten Einschränkung. Bei Tarsius nämlich hat mit Sicherheit die Fußwurzel und der Mittelfuß die entscheidenden Veränderungen erfahren.

3. 4. 18. Funktionsmorphologischer Vergleich

Das Blockdiagramm in Abb. 49 stellt nun die drei langen Anteile des Sprungbeines für die Arten T.bancanus und T.syrichtha zusammen. Während die Unterschenkel- und Hinterfußlänge bei T.syrichtha schon sichtlich mehr streuen als bei T.bancanus, muß für die Oberschenkelänge von T.syrichtha noch angefügt werden, daß von dieser Art eine größere Spannweite der Extremwerte schon bei kleinerer Stichprobe erreicht wurde. Hier - bei der multivariaten Betrachtung - zeigt sich, daß die funktionsabhängigen Anteile der Hinterextremität bei dem spezialisierten der beiden Vertiko-vertikal-Springer nicht nur alle länger sind, sondern auch absolut und im Verhältnis zueinander weniger streuen, die Proportionen also schärfer eingehalten werden. Zwei Werte von T.spec-
trum, welche für eine Interpretation nicht ausreichen, sind in der Abbildung gestrichelt eingetragen und würden hier durchaus als T.syrichtha gelten können.

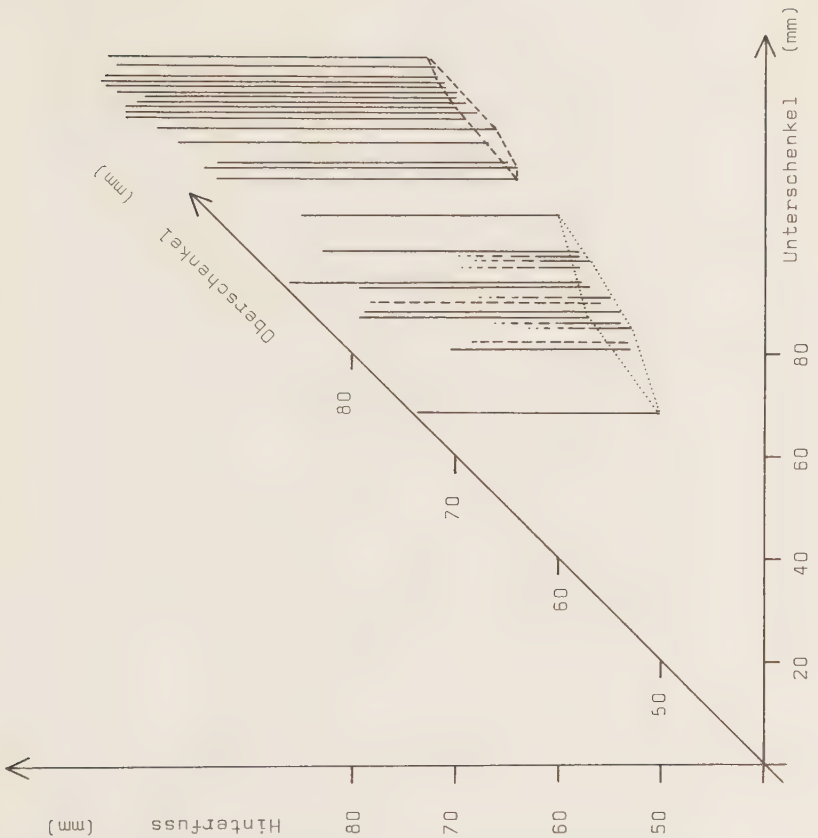


Abb. 49: Blockdiagramm mit den stark funktionsverknüpften Variablen Oberschenkel, Unterschenkel und Hinterfuß. Vergleich der Arten *I. syrichta* (gepunktet umrandetes Grundfeld) und *I. bancanus* (gestrichelt umrandetes Grundfeld). Die gestrichelten, punktiert auslaufenden Linien im Feld von *I. syrichta*, repräsentieren Individuen, bei welchen das Maß des Hinterfußes fehlte: um das Korrelat Oberschenkel-Unterschenkel näher zu beschreiben, erscheinen wenigstens die Fußpunkte als gesicherte Werte. Die beiden durchgehend gestrichelten Linien stammen von Individuen der Art *I. spectrum*.

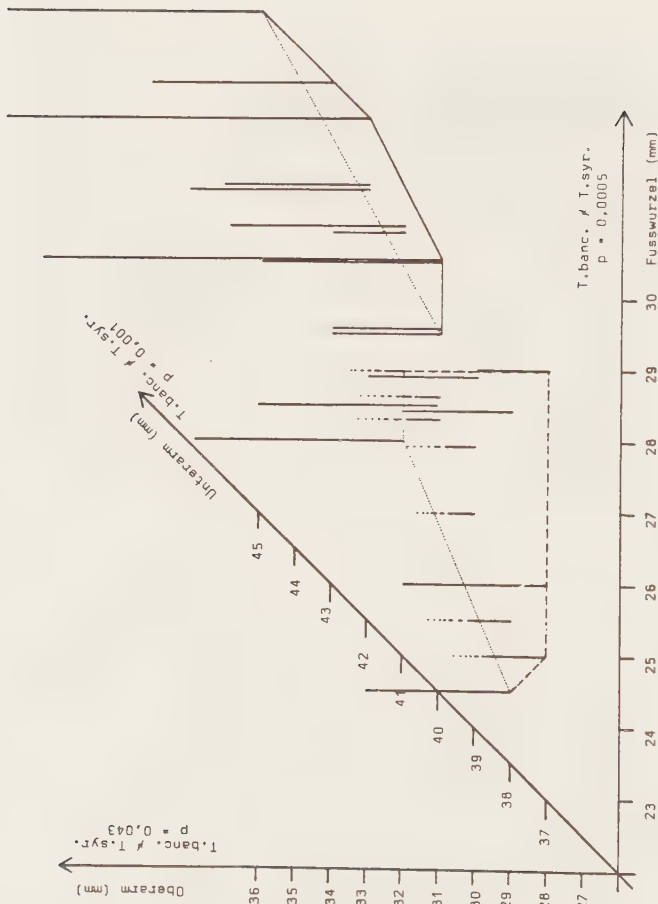


Abb. 50: Blockdiagramm mit drei unterschiedlich stark funktionsverknüpften Variablen zum Vergleich von *T. syrichta* (Vorderkante der Grundfläche gestrichelt) und *T. bancanus* (Vorderkante der Grundfläche durchgezogen). Bei den punktiert auslaufenden Linien fehlt das Maß des Oberarms. Ihr Fußpunkt dient zur genaueren Bestimmung der Abhängigkeit von Unterarm und Fußwurzel:

Die Abb. 50 zeigt in wesentlich größerem Maßstab dagegen Anteile zweier funktionell weniger verknüpfter Bereiche der beiden selben Arten. Auch hier fällt zunächst auf, daß die Grundfläche der Werte von T. bancanus weiter rechts liegt (längere Fußwurzel) und tiefer im Raum (längerer Unterarm). Ferner ist auffällig, daß die Werte der Fußwurzel bei T. bancanus wieder weniger streuen als jene von T. syrichta (schmalere Grundfläche bei T. bancanus) und sich damit umgekehrt verhalten wie die Meßwerte des Unterarmes (längere Grundfläche von T. bancanus in der Tiefe des Raumes). Auch streuen die Werte des Oberarmes von T. bancanus in dieser Darstellung mehr. Alle drei Fakten bilden jeweils - und zusammen verstärkt - ein Indiz dafür, daß bei T. bancanus das Ausmaß der Adaptation an die springende Lebensweise einen Grad erreicht hat, der größere absolute und besonders proportionale Abweichungen vom Durchschnittsmaß unter einen wesentlich schärferen Selektionsdruck stellt, als dies bei dem weniger spezialisierten Philippinentarsier der Fall ist (vgl. auch Abb. 64 und 65).

3. 4. 19. Varianzanalyse und Omega-Quadrat-Koeffizient der Messungen an den Extremitäten

In der Codierung der Artangabe hatten wir T. bancanus $\hat{=}$ 1 gesetzt, T. syrichta $\hat{=}$ 2 und T. spectrum $\hat{=}$ 3. Wir hatten diese Reihenfolge der Werte gewählt, weil wir von morphologischen und ethologischen Gesichtspunkten ausgehend von T. spectrum über T. syrichta bis zu T. bancanus eine fortschreitende Spezialisierung bezüglich der Lokomotion und des Beutesprunges hypothetisch annahmen. Um diese zu prüfen, haben wir mit der Varianzanalyse über Omega-Quadrat nachgerechnet, ob sich eine solche Reihenfolge tatsächlich anhand der vorliegenden Stichproben ergibt. Der

Koeffizient Omega-Quadrat stellt dabei ein Maß für den Anteil der Varianz in der abhängigen Variablen - also des Extremitätenmaßes - dar, welcher auch auf die Varianz der unabhängigen Variablen zurückzuführen ist, also auf die Variation der Codierungswerte der Arten. Ein Ergebnis von Omega-Quadrat = 0,50 würde bedeuten, daß die Varianz der Variablen y zu 50 % von jener der Variablen x bestimmt wird (WILDGRUBE, 1972; HAYS und WINKLER, 1970).

Bei den Armen und Fingern ergaben sich bezeichnenderweise und in Übereinstimmung mit vorstehender Interpretation signifikante Werte nur für die 3. und 4. Digi ti:

	F-Wert	Ω^2	Irrtumswahrscheinlichk.
3. Finger	66,7	0,631	0,014
4. Finger	42,8	0,510	0,022

Ferner errechneten sich signifikante Werte bei allen drei langen Anteilen der Hinterextremität und auch beim 4. Strahl des Fußes:

	F-Wert	Ω^2	Irrtumswahrscheinlichk.
Oberschenkel	55,2	0,676	0,017
Unterschenkel	45,5	0,614	0,021
Hinterfuß	43,2	0,471	0,022
4. Zeh	20,8	0,336	0,047

Auch diese Ergebnisse zeigen, daß hier tatsächlich eine Reihenfolge des Ausmaßes der Spezialisierung besteht.

4. Diskussion zur Phylogenie der rezenten Tarsier

Die von HILL (1955) aufgezeigten Ähnlichkeiten fossiler Tarsier mit Galago können hier nicht diskutiert werden, da einzelne Merkmale an einigen Fossilfunden zwar Hinweise liefern können, echte Zwischenformen aber noch nicht bekannt sind. Daher soll die Diskussion anhand der funktionsmorphologischen Befunde und der ethologischen Verhältnisse der rezenten Tarsiidae einen Beitrag leisten zur phylogenetischen Beziehung der heute lebenden Tarsier untereinander.

HOFER (1962) stellte fest, daß "die zu einem tarsius-ähnlichen Typus führende Entwicklungsrichtung unter den Anaptomorphidae mindestens zweimal eingeschlagen worden" ist. Die rezenten Tarsier jedoch kann man dagegen wohl ohne Zweifel wegen ihrer großen Ähnlichkeiten als monophyletischen Ursprungs betrachten. Dies läßt sich aus der biometrischen Analyse ersehen, denn die Unterschiede zwischen den drei Species sind in vielen wichtigen Punkten, besonders im Hinblick auf die Körperproportionen, derart einleuchtend auseinander herleitbar, daß die Ähnlichkeiten nicht auf blossen Konvergenzen basieren können.

Morphologisch haben sich die 3 bei HILL (1955) beschriebenen Arten T.bancanus, T.syricta und T.spectrum als distinkt erwiesen, nur bleibt bei einer monophyletischen Entstehung die Frage, wie die 3 Arten auseinander hervorgegangen sind. Die beiden in China gefundenen eozänen Gattungen Adapidium und Hoanghoni stellen die letzten fossilen tarsoiden Vertreter in Asien dar. Der Grund für eine Ausbreitung nach Süden wird übereinstimmend in klimatischen Veränderungen gesehen. Bezüglich der Tarsier auf dem indomalayischen Archipel schreibt HILL (1955): "Unfor-

tunately we are entirely ignorant of the palaeontological history of the group from the Oligocene onwards." Hier kann die rezente Verbreitung bezüglich der bestehenden Inselbrücken herangezogen werden, denn diese stellten während des Absinkens des Archipels die letzten Landverbindungen dar. Es kann ferner versucht werden, morphologische Reihen mit geographischem Korrelat zu erstellen. Die Unterschiede ethologischer und ökologischer Faktoren sollten zum Vergleich herangezogen werden, denn nur durch eine solche Synopse kann ein gültiges phylogenetisches Modell erstellt werden.

Der geographische Aspekt zeigt zunächst auf, daß Tarsius eine der wenigen Gattungen ist, welche die WALLACE-Linie überschreiten. Diese tieugeographisch so bedeutsame Grenzlinie, welche Celebes von Borneo und den Philippinen abtrennt, wird nur von recht wenigen Mammaliern überwunden, welche zudem ein weitgehend gemeinsames Charakteristikum aufweisen: sie sind wohl sämtlich alte Säugergruppen.

Alle archaischen beziehungsweise am wenigsten stark spezialisierten morphologischen Merkmale der Gattung fallen T.spectrum zu. Hierzu gehören die über das ganze Leben persistierenden hautschuppenartigen Gebilde am Schwanz, die am wenigsten langen Finger, die im Vergleich zu den beiden anderen Arten nicht so extrem verlängerten Hintergliedmaßen und beispielsweise auch die nicht so weit frontal weisenden Orbitae (HILL, 1955).

Wenn man nun von dem morphologischen Befund ausgeht, daß T.spectrum die basale Form ist, bleiben für die beiden anderen Arten nur drei Möglichkeiten der Ent-

stehung, nämlich eine getrennte Entwicklung von dem T.spectrum-Vorfahren ausgehend zu T.syrichtha einerseits und zu T.bancanus andererseits. Die zweite Möglichkeit wäre eine stammesgeschichtliche Linie vom T.spectrum-Vorläufer über T.bancanus zu T.syrichtha. Die dritte Möglichkeit würde ihren momentanen Höhepunkt der Entwicklung bei T.bancanus erreichen und über T.syrichtha führen.

Nun haben wir gezeigt, daß T.bancanus in einer Reihe seiner morphologischen Merkmale in verschiedener Hinsicht im Sinne REMANES (1956) die spezialisierteste rezente Spezies ist. Dies stimmt mit ethologischen Beobachtungen überein, zum Beispiel bezüglich des Beuteerwerbs (siehe oben). Ferner hat T.bancanus eine zwar nicht sehr komplexe doch aber hochspezialisierte Sozialstruktur mit äußerst starker Paarbindung und großer Individualdistanz (SPRANKEL und LORENZ, in Vorbereitung; NIEMITZ, 1974; NIEMITZ, in Vorbereitung). T.syrichtha weist neben seiner weniger extrem spezialisierten Lokomotorik und Nahrungsaufnahme eine komplexere d.h. höher evoluierte Sozialstruktur auf mit der Möglichkeit der Bildung kleiner Gruppen (deren natürliche Zusammensetzung unbekannt ist) und geringerer Individualdistanz (siehe z.B. Foto in ULMER, 1963; SPRANKEL, persönl. Mitteilung), mit vermutlich höher entwickelter taktiler Kommunikation als T.bancanus. Der Verlust einer solchen höheren Evolutionsstufe zugunsten einer die biologischen Potenzen einengenden Spezialisierung ist recht wenig wahrscheinlich. Andererseits erscheint es phyletisch ziemlich unwahrscheinlich, daß aus einer so spezialisierten Form wie T.bancanus unter Aufgabe spezialisierter Eigenschaften ein höher evoluiertes Tarsier auf den Philippinen entstand.

Gegen eine Entstehung der Borneotarsier von den Vorläufern T.syrichtas ausgehend spricht auch eine geographische Tatsache: Die Verbreitung müßte dann von Celebes über Mindanao und den heutigen Sulu-Archipel nach Borneo stattgefunden haben (Abb. 51). Die Mindanao-Tarsier unterscheiden sich darüberhinaus in mehrfacher Hinsicht von T.bancanus borneanus im Nord-Osten Kalimantans - zwar aufgrund einer sehr kleinen Stichprobe aber immerhin - wesentlich stärker als von jenen, welche viel weiter fort auf Sumatra vorkommen (siehe oben). Eine viel näher liegende Erklärung wäre eine Ausbreitung von Celebes über die Inselgruppe Kepulauan Lima (indonesisch für: Lima Inseln), was einen viel kürzeren Weg über ein heute ebenfalls noch recht flaches Meer bedeuten würde. Von dem einigermaßen stark besiedelten und fortgeschrittenen zivilisierten Sulu-Archipel sind überdies noch keine Tarsier bekannt geworden, während sie auf den winzigen, wohl fast unbesiedelten Inseln zwischen Makassar und Laut vielleicht bisher noch nicht bekannt geworden sind.

Demnach würde sich eine Hypothese ergeben, welche den Ursprung der rezenten Tarsier in Celebes sieht. Von diesen Tarsiern hätten sich zwei Arten getrennt voneinander abgespalten. T.syrichta hätte sich über die Sangi-Gruppe nach den Philippinen im Norden ausgebreitet. Seine evolutorische Tendenzen bestanden oder bestehen demnach vor allem in der Ausbildung höherer sozio-biologischer Integrationsstufen. Eine von der Celebes-Form in Richtung T.syrichta weisende stärkere Passung an den bipeden Sprung hielt sich in relativ engen Grenzen, wenngleich sie signifikant nachweisbar ist. Im Süden von Celebes könnte die andere Entwicklung über eine Landbrücke von Makassar



Abb. 51: Hypothetische Ausbreitungskarte der Tarsier, welche zugleich zur Ausdifferenzierung der rezenten Arten führte (Herleitung im Text).

nach Laut und Kota-Baru stattgefunden haben, mit der dann T.bancanus entstanden sei. Diese Entwicklung müßte dann mit größeren Umbildungen einhergegangen sein, nämlich mit recht einschneidenden Spezialisierungen in den oben genannten Bereichen.

Auf Borneo könnte dann eine Ausbreitungsrichtung an der Westküste nach Norden bestanden haben, welche eine Verkürzung der Schwänze mit sich brachte (vgl. 3. 4. 3.), während die andere Richtung der Besiedlung Borneos im Uhrzeigersinn an der Küste verlief. Die Trennung der lokalen Populationen von dem Gebiet von Sibü und Niah sowie Baram einerseits und jenem von Sabah andererseits nach der Länge des Schwanzes ließe sich leicht durch den bis unmittelbar an die Küste reichenden Gebirgszug erklären, der vor dem Gunong Kinabalu (über 4000 m.ü.N.N.) nur einen schmalen, schwer überwindbaren Küstenstreifen als Passage zuläßt. Aus dem gleichen Grunde, nämlich wegen der hohen Gebirgszüge, war eine Ausbreitung quer über die Insel mit Sicherheit erschwert.

Die Hypothese würde auch leicht erklären, warum Sumatra noch von Tarsius besiedelt wurde - nämlich über die Inselbrücke von Karimata und Bangka -, während die Malayische Halbinsel trotz gleichen Klimas und äußerst ähnlicher Vegetation unbesiedelt blieb. Bei Ankunft der Tarsier könnte nämlich die heute immer noch flache Straße von Malacca bereits als Meerenge bestanden haben.

Um die Hypothese der Ausbreitung der rezenten Tarsier weiter zu prüfen, wurden die Hinterfußlängen von solchen Individuen nach Himmelsrichtungen auf der Karte aufgetragen, deren Herkunftsort in Celebes

und Mindanao recht gut lokalisierbar war. Auf Borneo und Sumatra konnte dieser Vergleich mit I. bancanus nicht durchgeführt werden, weil für einzelne Lokalpopulationen (z.B. Sabah) keine Hinterfußlängen bekannt waren. Diesbezüglich sei auf die Schwanzlängen hingewiesen, welche unter 3. 4. 3. interpretiert wurden. Die Abb. 52 zeigt ein Diagramm der Hinterfußlänge in Beziehung zum Breitenkreis des Herkunfts-ortes des Tieres. Ein Exemplar aus Sawu (vgl. 3. 3. 5.), also dem südlichsten Punkt der Verbreitung, lieferte den Minimalwert von 55 mm. Dieser Wert ist auch noch einmal bekannt von einem Exemplar von I. spectrum pumilus (nach HILL, 1955), doch erreichen die 3 bekannten Werte aus Zentral-Celebes (55, 60, 65 mm) ein Mittel von 60 mm. Der eine größere Wert stammt von einem insgesamt recht großen Exemplar, während die anderen beiden Tarsier hinsichtlich der anderen Körperproportionen den übrigen 18 Individuen von I. spectrum insgesamt ähnlicher waren. Zwei Exemplare aus Minahassa, dem äußersten Norden von Celebes, wiesen beide eine Hinterfußlänge von 62 mm auf. Bei aller Skepsis gegenüber so wenigen Meßwerten ergibt sich für I. spectrum neben dem Minimalwert an der südlichen Spitze des Verbreitungsgebietes ein Mittelwert der 3 Zentralcelebesischen Form von 60 mm und weiter nördlich in Minahassa von 62 mm. I. syrichta weiter im Norden auf Mindanao erreicht einen Durchschnitt von 65 mm für dieses Körpermaß bei Extremwerten von 59 mm (min.) und 68 mm (max.). Aus allen Werten ergibt sich zusammengekommen eine leichte, statistisch nicht sicherbare Tendenz einer Zunahme der Hinterfußlänge bei der Ausbreitung nach Norden und der Entstehung von I. syrichta.

Um die Tendenz weiter abzusichern und die Hypothese

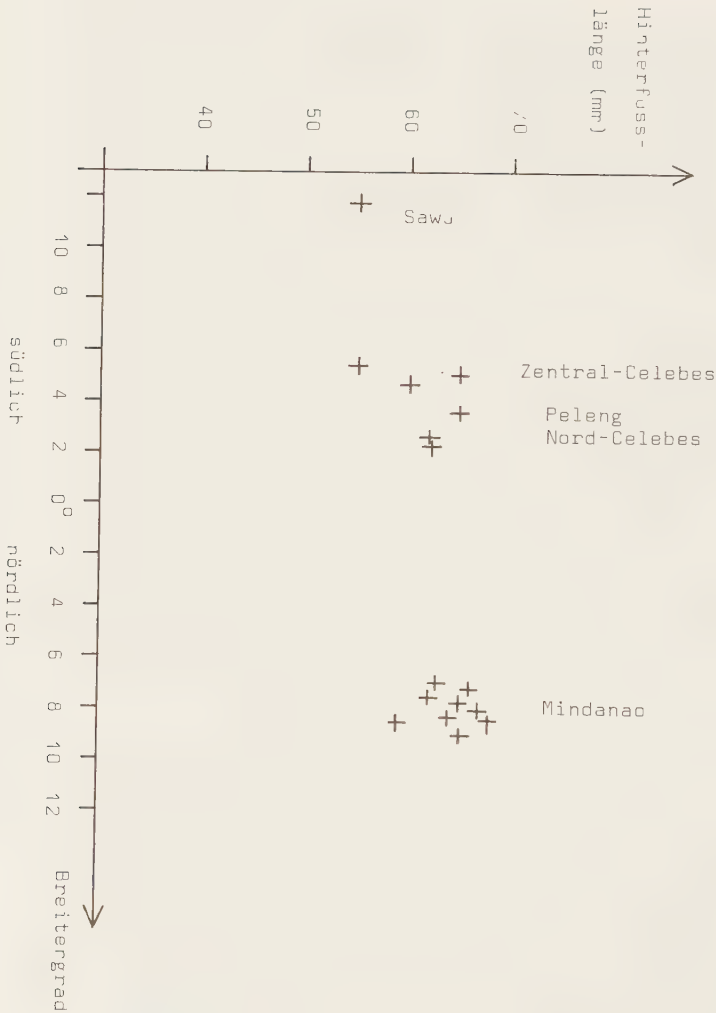


Abb. 52: Länge des Hinterfußes in Abhängigkeit von dem Breitenkreis des Fangortes von I. spec-
trum und I. syrichta: Eine ansteigende Tendenz in
nördlicher Richtung ist erkennbar.

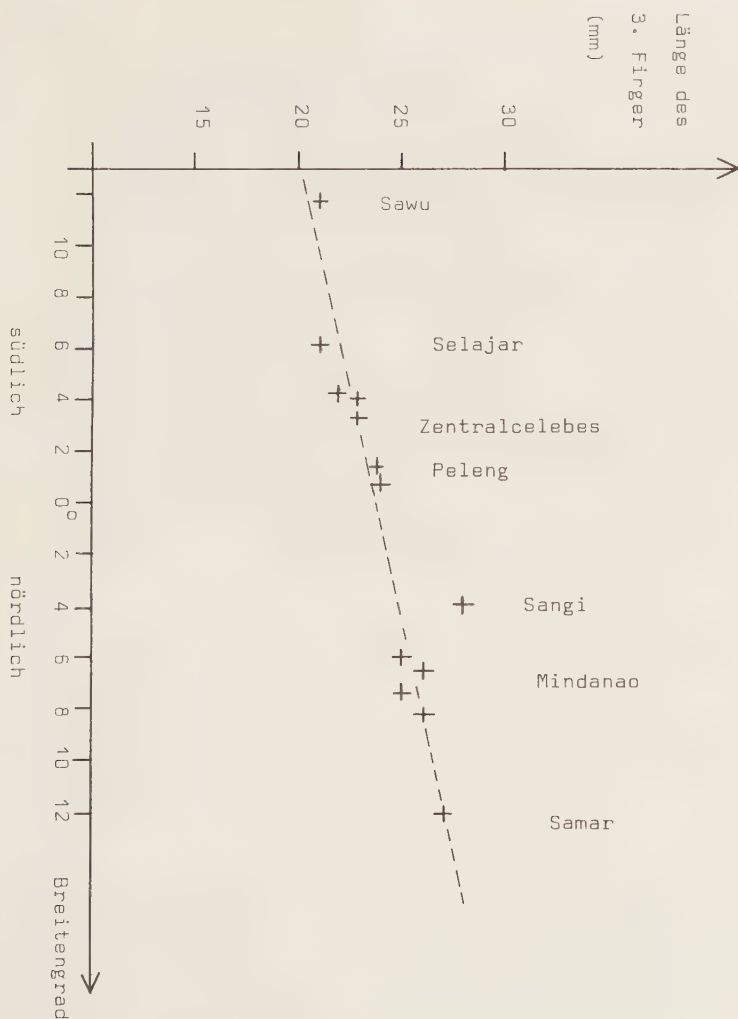


Abb. 53: Länge des 3. Fingers in Abhängigkeit vom Breitenkreis des Fangortes von *T.spectrum* und *T.syricta*. Bei teilweise anderen Individuen als in Abb. 52 (Vergrößerung der Stichprobe) ist eine ebenfalls ansteigende Tendenz erkennbar. Die gestrichelte Linie dient der optischen Orientierung und stellt keine hypothetische Gerade dar.

weiter zu prüfen, wurde das selbe Verfahren auf die Länge des 3. Fingers der Tarsier angewandt (Abb. 53). Aufgrund der 13 Koordinatenpunkte, welche großteils an anderen Individuen gewonnen wurden und somit nach der Kombinatorik aussagemäßig ergänzend wirken, läßt sich eine offensichtliche Tendenz leicht ersehen. Diese stellt ein weiteres, recht gutes Argument dar für die oben aufgrund anderer morphologischer und ethologischer Indizien aufgestellten Hypothese. Zur Kontrolle sei auf die Rumpf- und die Kopf-Rumpf-Länge der beiden Arten T.syrichta und T.spectrum verwiesen. Dort hatte sich gezeigt, daß - im Gegensatz zu den hier aufgezeigten Messungen an den Extremitäten - weder ein signifikanter Unterschied noch eine Tendenz hierfür vorhanden war. Dies ist eine weitere Bestätigung für die oben dargelegte Hypothese.

5. Morphometrie des Wachstums

Die aus Abb. 72 hergeleitete approximative Funktion von Gewicht und Alter bei Tarsius bancanus (siehe unten) wurde zunächst dazu benutzt, die ungefähren Geburtstermine junger Tiere zu rekonstruieren. Des weiteren soll sie nun zur bi- und multivariaten Analyse des Wachstums von T.bancanus dienen. Wie weiter unten gezeigt wird, wachsen Tarsier in etwa 11 Monaten zur Geschlechtsreife heran. Dies wurde auch durch die Beobachtung einer Gravitätät eines zuvor gefangenen weiblichen Jungtieres größenordnungsmäßig bestätigt (NIEMITZ, in Vorbereitung). Mit dem Ziel, den morphologischen Reifegrad, repräsentiert durch die verschiedenen Wachstumsgeschwindigkeiten und das Maß der Ausbildung zu einem bestimmten Zeitpunkt, zu interpretieren als Ausdruck für biologische Anpassungen, sollen nun die Maße heranwachsender Jungtiere als Funktion des Gewichtes und des ungefähren Alters dargestellt werden. Es war zu prüfen, ob sich die Wachstumsgeschwindigkeiten streng nach der Funktion (und damit implizit nach deren Notwendigkeit) des betreffenden Organes im Leben und für das Überleben des Individuums richten.

So zeigt Abb. 54 die Funktion von Rumpflänge und Gewicht von T.bancanus, und daß der Rumpf bei dieser Art bis über ein Gewicht von 100 g hinaus noch wächst. Bei der Geburt beträgt die Länge des Rumpfes mit wenig unter 40 mm etwas über 40 % des erwachsenen Ausmaßes von durchschnittlich zirka 93 mm. Wegen der geringen Streuung der Punkte kann man die Beziehung von Rumpflänge und Alter bis etwa zum neunten postnatalen Monat als angenähert linear beschreiben (Abb. 55). Diese Funktion ergibt eine allmähliche Verlangsamung der Zunahme der Rumpfgröße als Folge oder Aus-

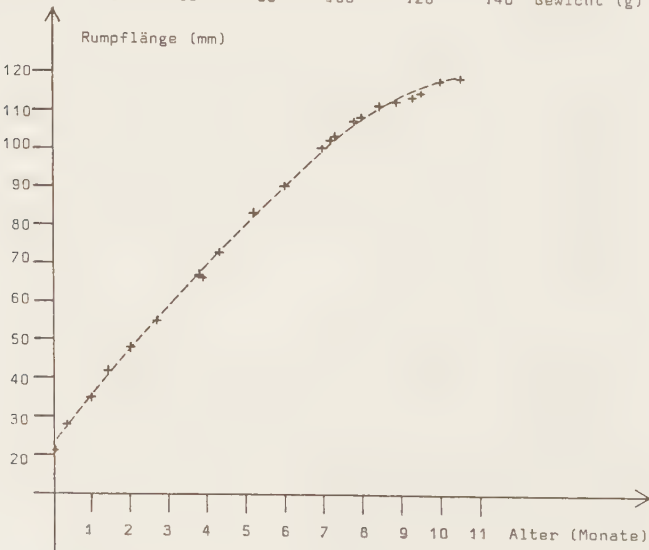
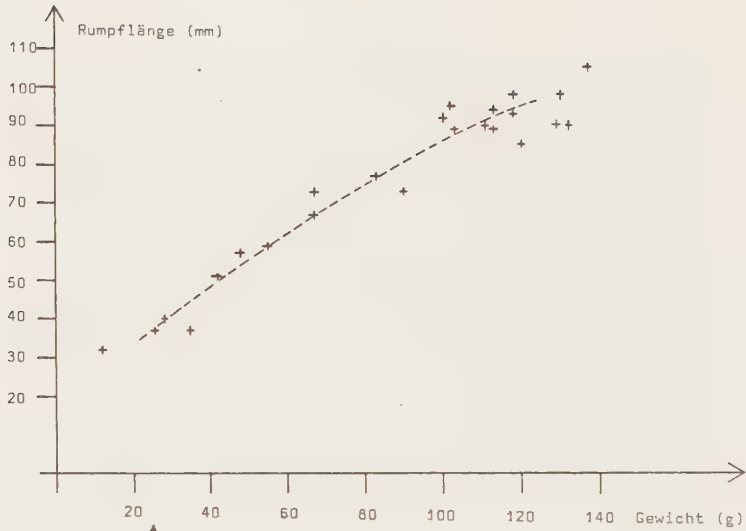


Abb. 54 und 55: Die Funktionen der Rumpflänge zum Gewicht und zum geschätzten Alter heranwachsender T. bancanus.

druck des verlangsamten allgemeinen Wachstums zu Ende der Jugendphase. Der recht linearen Rumpf-Gewichts-Funktion wegen vollzieht sich diese Verlangsamung nach dem achten Lebensmonat post partum, was zwar nur einen Näherungswert darstellt, was aber einen Vergleich mit den anderen nachstehend aufgeführten Wachstumsbeziehungen erlaubt.

Ein davon verschiedenes Bild liefert die Darstellung der gleichen Variablen in Abhängigkeit von der Schwanzlänge (Abb. 56). Diese beträgt bei der Geburt zwar auch etwas über 45 % des endgültigen Maßes von durchschnittlich 218 mm, doch erreichen Tiere mit Gewichten von 90 g und darunter bereits Werte der Schwanzlänge, welche über dem Durchschnitt der Adulten liegen. Hier zeigt sich - auf der Basis, daß die Wachstumsgeschwindigkeiten biologischen Notwendigkeiten folgen -, daß der Schwanz eine wesentliche Funktion bei der Lokomotion und daher auch mittelbar beim Nahrungserwerb inne hat. Die Verlangsamung des späteren Wachstums einbezogen heißt dies, wie in Abb. 57 dargestellt wird, daß Tarsius bancanus eine Schwanzlänge von adulten Tieren nach ungefähr 5 bis spätestens 6 Monaten Lebensalter erreicht. Es wächst also der Schwanz quantifizierbar schneller als der Rumpf.

Im Vergleich zu diesen beiden Körpermaßen sind die Wachstumsgeschwindigkeiten besonders der Hinterextremitäten und ihrer Teile von Bedeutung. Das Wachstum des Oberschenkels vollzieht sich auffallend ähnlich dem des Schwanzes (Abb. 58). Seine Länge zum Zeitpunkt der Geburt liegt zwischen 30 und 35 mm, was dem Prozentsatz von etwa 48 % gegenüber der erwachsenen Länge von im Durchschnitt etwa 68 mm darstellt. Auch dieses Teil der Hinterextremität ist im

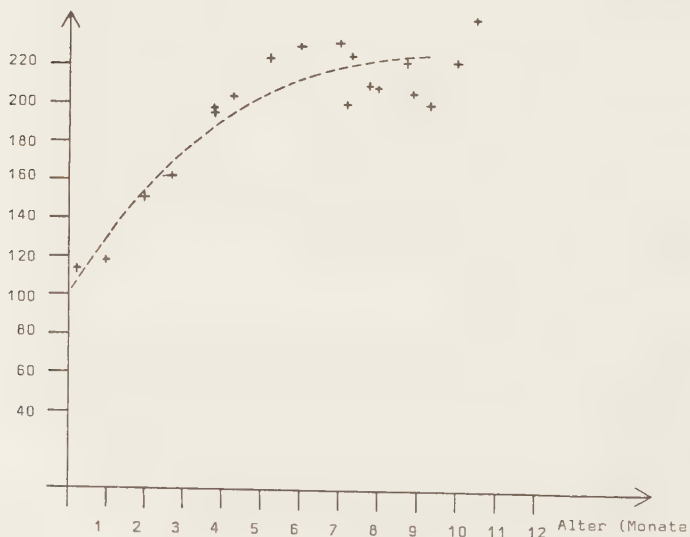
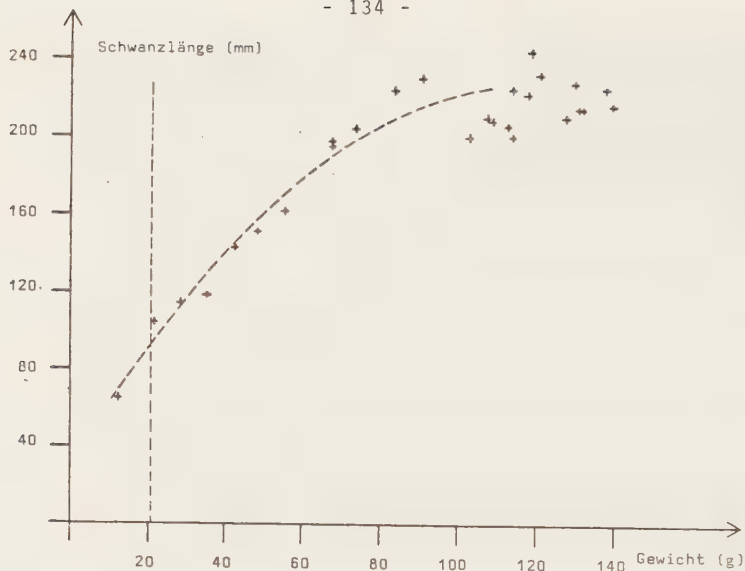


Abb. 56 und 57: Die Funktionen der Schwanzlänge zum Gewicht und zum geschätzten Alter heranwachsender T. bancanus.

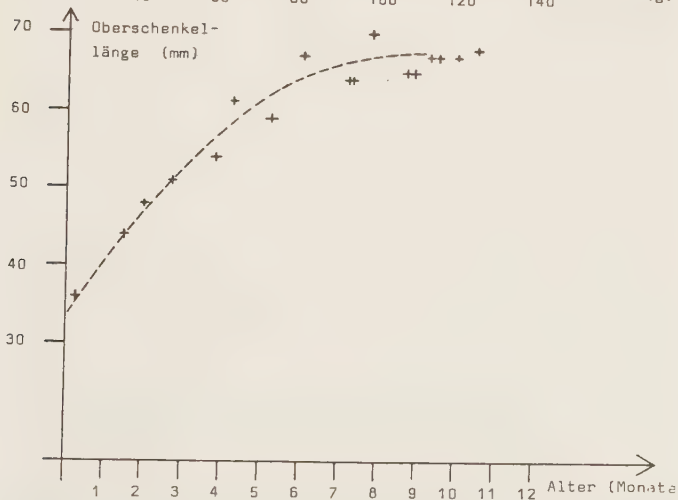
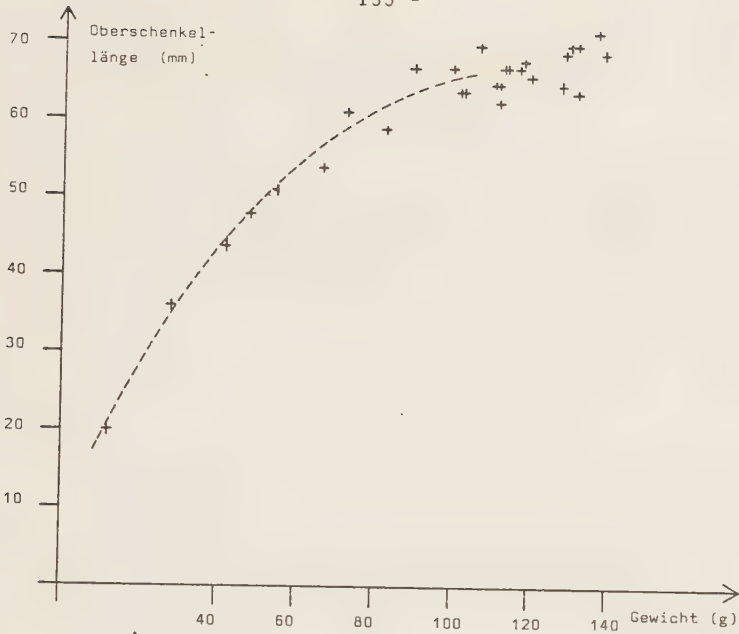


Abb. 58 und 59: Die Funktionen der Oberschenkel-länge zum Gewicht und zum geschätzten Alter heranwachsender T. bancanus.

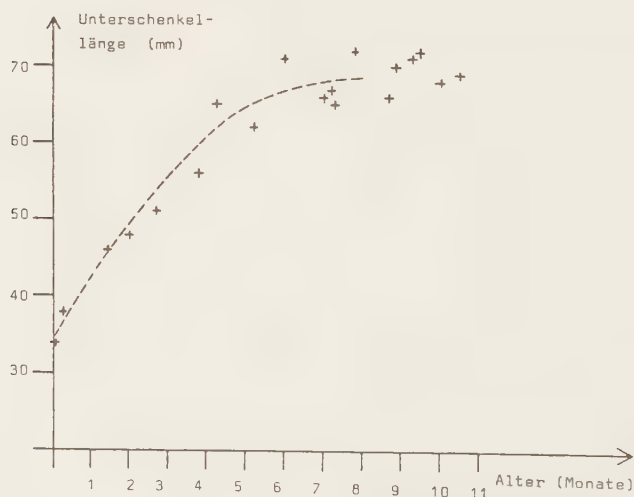
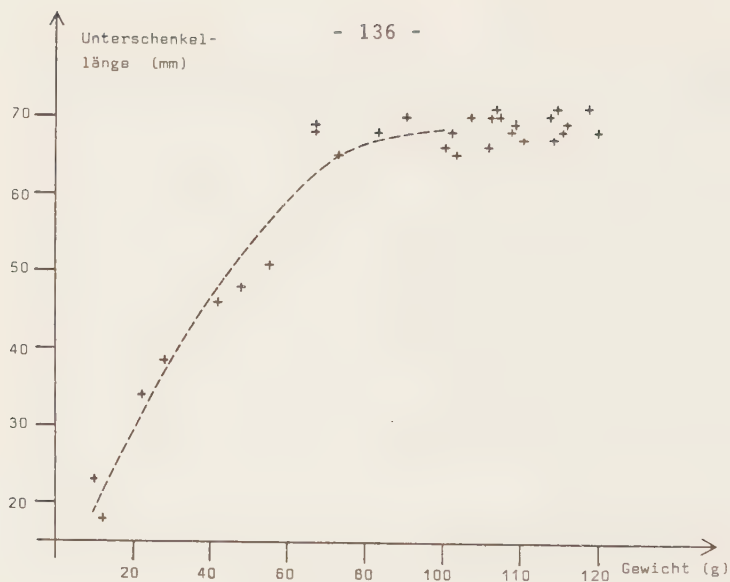


Abb. 60 und 61: Die Funktionen der Unterschenkel-
länge zum Gewicht und zum geschätzten Alter
heranwachsender T. bancanus.

Alter von etwa 6 Monaten voll ausgebildet, wie aus Abb. 59 hervorgeht.

Grundsätzlich gleich verhält sich das Wachstum des im Durchschnitt etwa gleich langen Unterschenkels. Die Abbildungen 60 und 61 weisen eine ähnliche Steigung der Kurve, einen fast gleichen Prozentsatz des Geburtsmaßes von der adulten Länge auf und ein Abschließen des Wachstums ebenfalls mit ungefähr 6 Monaten Alter, also zu etwa gleicher Zeit und recht lange vor dem Erreichen der Sexualreife.

Noch ausgeprägter ist die Geschwindigkeit der morphologischen Reifung des Hinterfußes gegenüber jener des Körpers. Dieser mißt schon bei der Geburt deutlich über 50 % der endgültigen Länge (53 %), zeigt also deutlich vorbereitendes Wachstum prae partum (Abb. 62), und wächst in den ersten Lebensmonaten auch deutlich am schnellsten, so daß er nach weniger als 4 Monaten Alter (Abb. 63) von dem eines ausgewachsenen Tieres sich nur noch durch etwas kürzere Zehen unterscheidet. Besonders deutlich wird dies auch im Vergleich mit den Abbildungen 55 und 56.

Durch den Vergleich der Wachstumsfunktionen von Schwanz und den drei Anteilen der Hinterextremität zu jener des Körpers wird die Anpassung von Tarsius an seine springende Lebensweise augenfällig, wobei die Vorrangstellung des Fußes bei der Landung und noch stärker beim Absprung sich deutlich in der schnellen Erlangung des adulten Ausmaßes manifestiert.

Eine noch differenziertere Aussage läßt sich nach Abb. 64 treffen. Das dreidimensionale Diagramm ver-

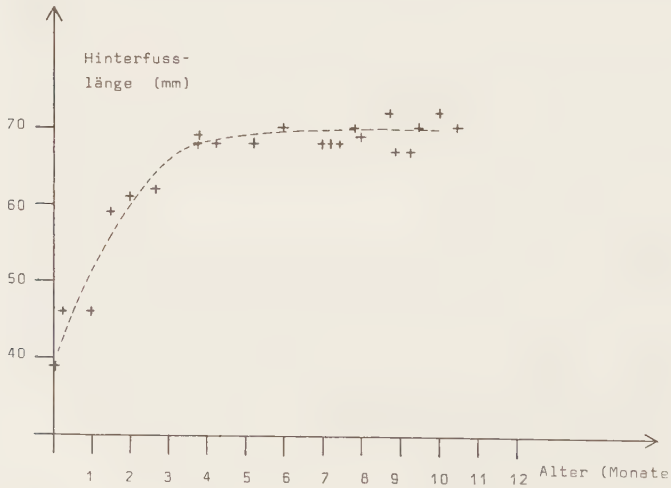
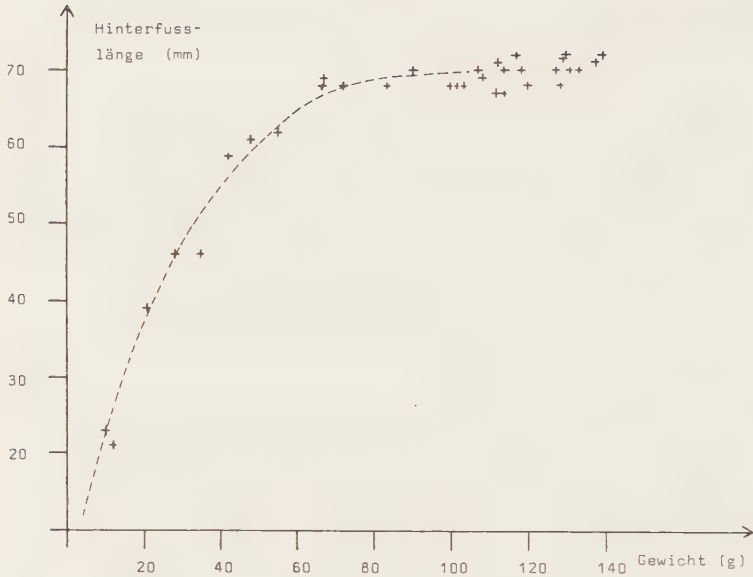


Abb. 62 und 63: Die Funktionen des Hinterfußes zum Gewicht und zum geschätzten Alter heranwachsender T. bancanus.

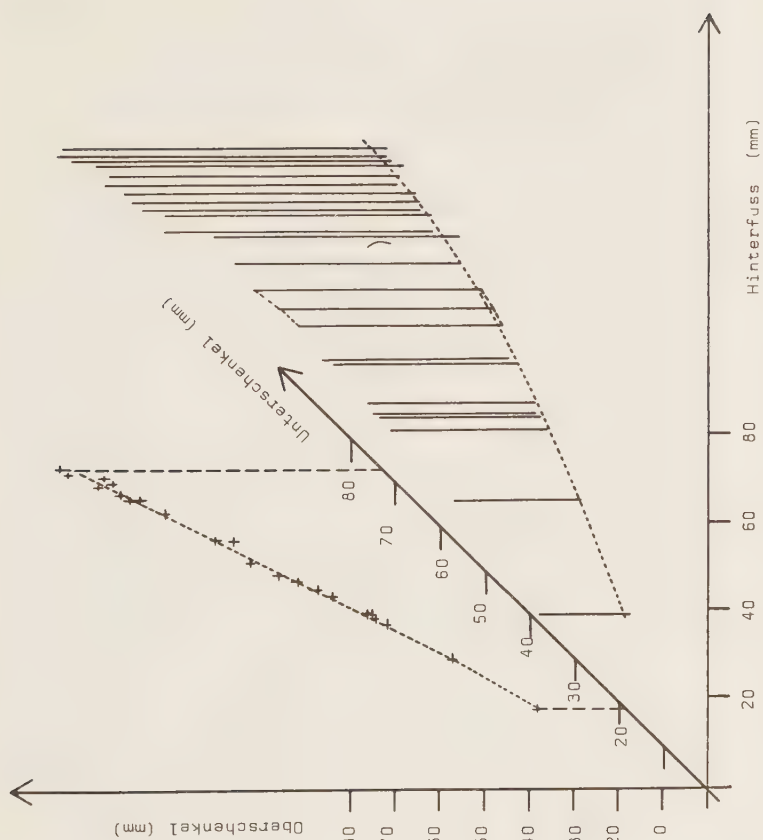


Abb. 64: Blockdiagramm der stark funktionsverknüpften Variablen Oberschenkel, Unterschenkel und Hinterfuß heranwachsender *T. bancanus*. Man erkennt deutlich die streng lineare Abhängigkeit von Oberschenkel und Unterschenkel auf der linken Seite des Blockdiagramms, sowie die nicht-lineare aber ebenfalls fast streuungsfreie Korrelation zwischen Unterschenkel und Hinterfuß (gestrichelte Grundlinie); vgl. Abb. 65.

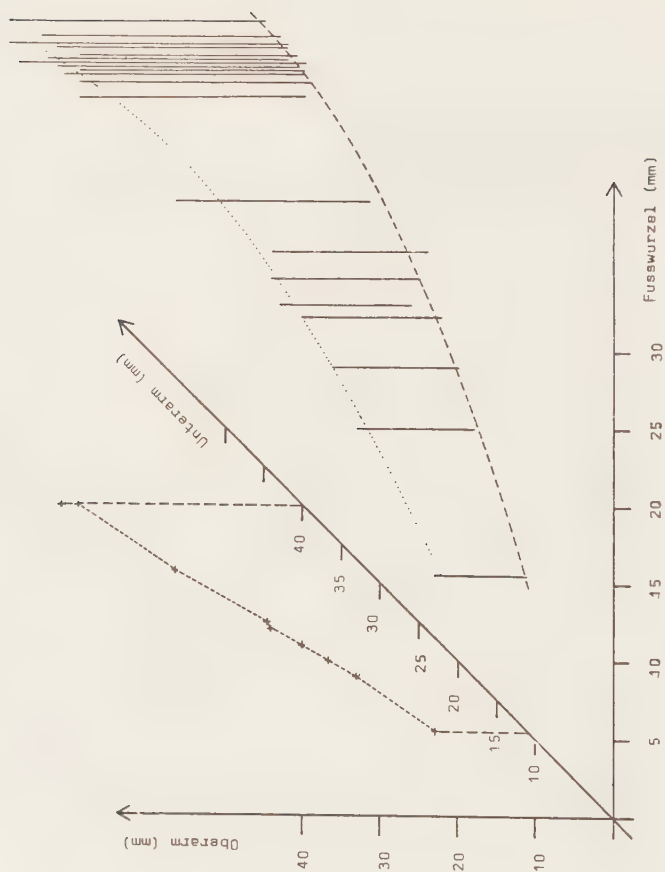


Abb. 65: Blockdiagramm mit drei unterschiedlich stark funktionsverknüpften Variablen der Extremitäten von heranwachsenden *T. bancanus*. Während das Korrelat von Oberarm zu Unterarm (links in der Darstellung) ein streng lineares Bild liefert, beginnen die selben Werte in Bezug zu der nicht funktionsverknüpften Fußwurzel, erheblich zu streuen (Streuung der Fußpunkte der Linien um die zur optischen Orientierung gestrichelt eingetragene Kurve) (vgl. Abb. 64).

richtet auf die Konstruktion der Alters-Wachstums-Funktion, und vergleicht dagegen den Ausbildungsstand der drei beteiligten Variablen jeweils direkt, allometrisch miteinander. Die relativ geringen Streuungen erweisen, im Vergleich mit den Wachstums-Gewichtsfunktionen, daß für die proportionalen Längen der einzelnen Anteile der Hinterextremität sehr strenge Abhängigkeiten bestehen, welche nur durch die Interpretation erklärbar sind, daß die hochspezialisierte Anpassung an springende Lokomotion den einzelnen Anteilen des Fortbewegungsorgans untereinander in ihren Ausmaßen nur äußerst wenig Spielraum läßt (vgl. Korrelate nächste Seite). Wie der Vergleich dieser Verhältnisse bei den einzelnen Arten der Gattung Tarsius ergibt (vgl. Abb. 49 und 50), ist dieser Grad der Spezialisierung nur für die Art Tarsius bancanus zutreffend. Die einzelnen Wachstumsgeschwindigkeiten zeigen durch Ausbuchtung der Kurve auf der Grundfläche des Blockdiagramms ein schon oben festgestelltes schnelles Wachstum des Hinterfußes gegenüber dem Unterschenkel und ein fast genau lineares Verhältnis der Unterschenkel- und Oberschenkellängen, welches sich durch die Biegung der basalen Kurve verstärkt abbildet, wie die Projektion an die linke Wand des Diagrammes zeigt.

Die funktionelle Abhängigkeit verschiedener Anteile der Extremitäten und die damit einhergehende Verringerung der Streuung und Erhöhung des Wertes der Korrelate wurde nun geprüft durch dreidimensionale Darstellung zweier funktionell stark abhängiger Variablen und einer von beiden weniger stark abhängigen Dimension. Das Wachstum der Fußwurzel vollzieht sich, wie aus Abb. 65 analog der vorstehenden Interpretation von Abb. 64 ersichtlich wird,

- nach den bisherigen Erkenntnissen erwartungsgemäß - schneller als jenes von Oberarm und Unterarm. Hiergegen verhalten sich die relativen Wachstumsgeschwindigkeiten der beiden Anteile der Vorderextremität mit hoher Präzision zueinander linear. Von hohem Aussagewert ist auch, daß in dieser Korrelation, welche an die linke Wand des Blockdiagramms projiziert ist, praktisch gar keine Streuung der Werte auftritt: in dem Polygon sind die Winkel zumeist zeichnerisch gar nicht darstellbar. Die selben Werte beginnen aber, durch Bezug mit der dritten, funktionell nicht so stark verknüpften Dimension, plötzlich zu streuen, wie die auf der Grundfläche stehenden Säulen zeigen. Daraus läßt sich ein biologisch bedeutender Schluß ziehen nämlich: Die Anteile morphologischer Funktionseinheiten sind - zumindest bei Tarsius - im Verlauf des Wachstums bezüglich ihrer Abmessungen untereinander deutlich höher korreliert und streuen weniger als die einzelnen Anteile in geringerem Maße funktionell verknüpfter morphologischer Substrate.

Um diese Ergebnisse auch mit anderen Variablen und mit größeren Stichproben zu sichern, wurden nun auch bivariate Korrelate verglichen. Tab. IV zeigt unter a) die Produkt-Moment-Korrelationen funktionsverknüpfter Variablen der Vorderextremität. Die Längen von Ober- und Unterarm korrelieren hochsignifikant mit einem Wert von 0,9925. Auch der Unterarm zeigt hohe lineare Abhängigkeit von der Länge der Finger. Ihr signifikanter bis stark signifikanter Durchschnittswert liegt immer noch bei 0,9778, eine Zahl, die wohl deshalb etwas weiter entfernt ist vom Idealwert der Linearität, weil bei den kurzen Maßen der Finger auch kleine Meßfehler relativ hoch in die Rechnung eingehen.

a) Vorderextremität

Variablen	Korrelat	Signifikanz	Anzahl
Oberarm - Unterarm	0,9925	stark signifikant	10
Oberarm - Finger (durchschnittlich)	0,9686	stark signifikant	32
Unterarm - Finger (durchschnittlich)	0,9778	stark signifikant	36

b) Hinterextremität

Oberschenkel - Unterschenkel	0,9897	stark signifikant	33
---------------------------------	--------	-------------------	----

c) Vorder- und Hinterextremität

Unterarm - Oberschenkel	0,9535	stark signifikant	15
" - Unterschenkel	0,9603	stark signifikant	17
" - Hinterfuss	0,9033	stark signifikant	13
" - Fusswurzel	0,9171	stark signifikant	16
Unterarm - Zehen (durchschnittlich)	0,9589	stark signifikant	47
Oberarm - Zehen (durchschnittlich)	0,9184	stark signifikant	38

Tab. IV: Produkt-Moment-Korrelationen unterschiedlich stark funktionell verknüpfter Maße an den Extremitäten von I. bancanus.

Die Produkt-Moment-Korrelation unterscheidet nicht zwischen Abweichung von der Linearität durch Streuung und dem Vorhandensein einer Kurve, auch wenn diese sehr exakt ist. Die hier vorgenommene Prüfung der Qualität der Korrelationen setzt daher eine lineare Abhängigkeit der Variablen voraus. Aus diesem Grunde sind die oben bereits interpretierten Korrelate der Beinmaße mit dem Hinterfuß und der Fußwurzel in Tab. IV weggelassen, denn diese stellen trotz geringer Streuung und gut definierbarer Korrelation nicht-lineare Funktionen dar. Die sich dagegen recht linear verhaltenden Oberschenkel- und Unterschenkel­längen ergaben ebenfalls einen hohen Korrelationswert von 0,9897 bei hoher Signifikanz und einer Stichprobe von $n = 33$. Wie weiter unten noch in anderem Zusammenhang geschildert wird, besteht zwischen den Zehen und den langen Anteilen der Hinterextremität eine vergleichsweise geringere funktionelle Beziehung als zwischen den Armen und den Fingern. Ihr Produkt-Moment-Korrelat lag bei etwa gleichem relativen Meßfehler auch etwas niedriger als das der Finger im Verhältnis zu Ober- und Unterarm. Dies zeigt die höhere Integration der Strahlen in die Funktion der Vorderextremität im Funktionsbereich Nahrungserwerb, als jener der Hinterextremität bei dem Funktionsbereich Lokomotion.

Deutlich niedrigere Werte aber erhielten wir für die Korrelationen zwischen Anteilen der Vorder- und der Hinterextremität. Sie sind bei diesem biped sich fortbewegendem Tier Ausdruck für die relativ geringe funktionelle Beziehung der Variablen.

Die Abhängigkeit des Wachstums eines Organs und seines Reifegrades bei der Geburt von seiner funktionel-

len Bedeutung läßt sich auch aus einem weiteren Beispiel ersehen. Die Abb. 66 und 67 stellen die Entwicklung des dritten Fingers dar. Dieser wurde gewählt, weil der dritte Strahl der Hand am längsten ist und daher die geringsten relativen Meßfehler aufweist. Im perinatalen Zustand hat der Mittelfinger von Tarsius bancanus eine Länge von 18 - 19 mm, was bedeutet, daß dieser schon etwa 55 % der adulten Länge von 33 - 34 mm mißt, welche mit 4 - 6 Monaten Lebensalter erreicht wird. Dieser Prozentsatz liegt noch höher als bei dem ebenfalls stark akzeptierten Hinterfuß.

Auch hier muß man feststellen, daß der fortgeschrittene Entwicklungszustand dieses Gliedmaßes sich sehr genau nach dessen Funktion richtet: Junge Tarsier müssen sich sehr kurz nach der Geburt - sicher aber mindestens am ersten Lebenstage - im Fell der Mutter festhalten können und an dem Stämmchen oder Ast, an dem sie von der Mutter "geparkt" werden (NIEMITZ, im Druck). Auch der perinatale Ossifikationszustand stimmt mit diesen morphologischen Ergebnissen überein (NIEMITZ und SPRANKEL, im Druck), woran deutlich wird, daß ethologische und funktionelle Gegebenheiten sich grundsätzlich in allen Entwicklungsphasen der Tiere widerspiegeln. Die hohe Übereinstimmung aller dieser Ergebnisse unterstreicht die Passung im ethologisch-funktionellen Bereich an ein bestimmtes morphologisches Substrat (vgl. Diskussion).

Um diese These weiter zu erhärten, wurde der längste Zeh auf gleiche Weise untersucht. Abb. 68 und 69 zeigen ein Heranwachsen des vierten Strahles zur Länge von 28 - 29 mm bei adulten Tieren in 5 - 7 Monaten. Der Geburtszustand ist mit etwa 46 % des adulten Ausmaßes im Vergleich zu den anderen Anteilen der Ex-

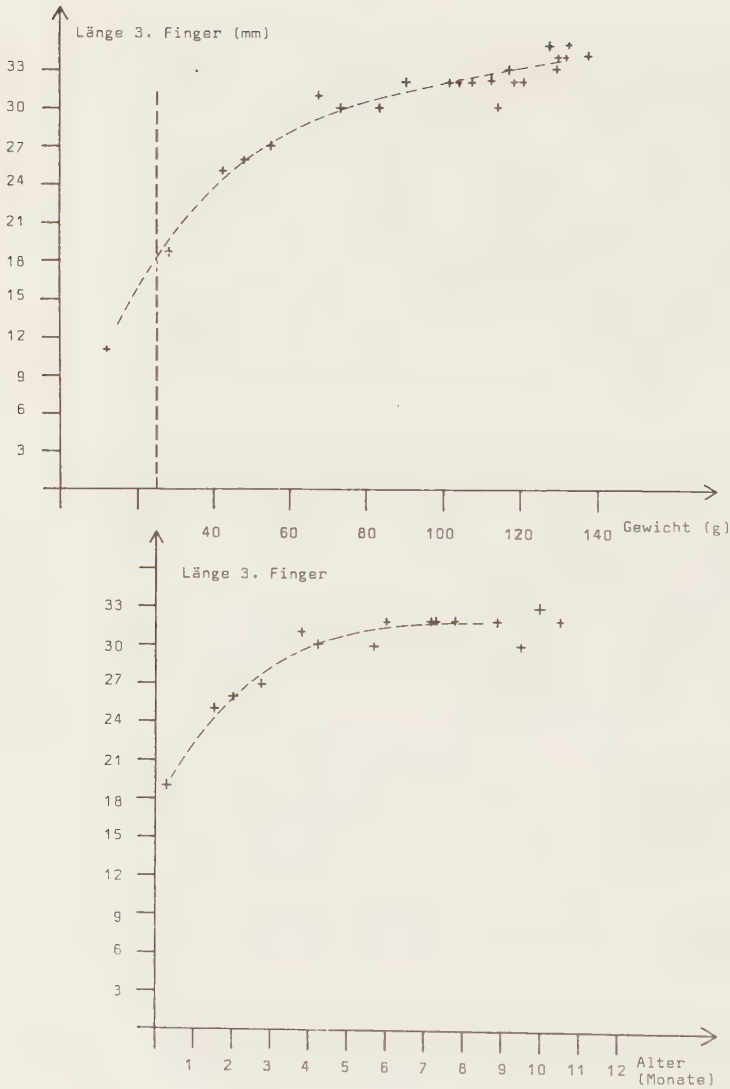


Abb. 66 und 67: Die Funktionen der Länge des 3. Fingers zum Gewicht und zum geschätzten Alter heranwachsender T. bancanus.

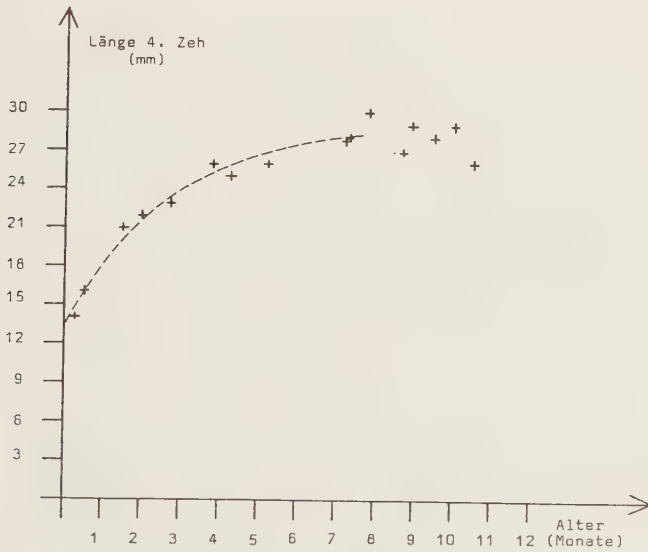
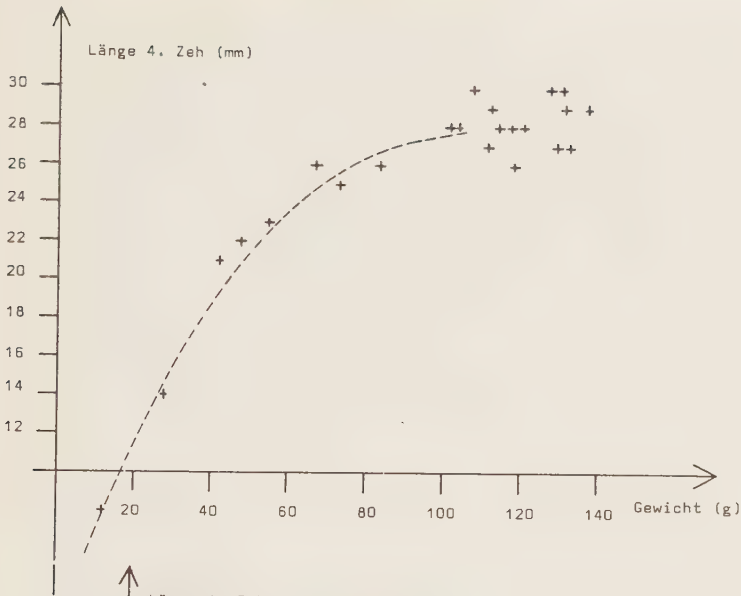


Abb. 68 und 69: Die Funktionen der Länge des 4. Zeh zum Gewicht und zum geschätzten Alter heranwachsender T. bancanus.

tremität deutlich retardiert. Hieraus wird ersichtlich, daß die Funktionsbereitschaft der Hände nach der Geburt wesentlich wichtiger für das Jungtier ist als jene der Füße. Ferner kann daraus geschlossen werden, daß die Ausbildung der Zehenlänge beim Sprung von Tarsius gegenüber den Längen der Schenkel und der Fußwurzel eine funktionell vergleichsweise untergeordnete Rolle spielt (vgl. hierzu 3. 4. 14. - 3. 4. 17). Während der erste Schluß mit den Ergebnissen ethologischer Untersuchungen übereinstimmt, konnte die zweite Folgerung auch aus einem Film (NIEMITZ, 1974) und aus einer biomechanischen Studie (PREUSCHOFT und NIEMITZ, in Bearb.) geschlossen werden.

5. 1. Der perinatale und frühe postnatale Zustand von Tarsius bancanus

Dieser Abschnitt soll mit der Beschreibung eines wenige Tage alten Tarsius bancanus Männchen begonnen werden. Das Tier wog 28,5 g ($\pm$ 0,3 g) und lag damit nur etwa 4 g über dem Durchschnitt der in der Literatur angegebenen Geburtsgewichte. Die meisten Körpermaße lagen bei etwa 50 % der Abmessungen eines erwachsenen Tarsius (Präzisierungen dieser Feststellung s.o.), während das Gewicht des infantilen Tieres knapp unter 25 % von jenem adulten Männchen lag. Fellfarbe und Felltönung waren von jenen ausgewachsener Tarsier nicht sichtlich unterschieden, im Gegensatz zu der tief grau-blauen Augenfarbe, welche später orangefarben bis leuchtend braun erscheint. Neben den offenen Augen und dem gut entwickelten Fell sind die ebenfalls offenen Ohren zu erwähnen. Eines von ihnen war jedoch noch umgefaltet und die Pinna verklebt. Alle im Milchgebiß vorhandenen Zähne waren durchgebrochen.

Die Hände konnten kräftig und wirksam greifen und waren in ihrer motorischen Entwicklung den Hinterextremitäten deutlich voraus. Dies fand seinen morphologischen Niederschlag auch in der relativ fortgeschrittenen Ossifikation insbesondere der Handwurzeln, welche im Vergleich zu anderen Prosimiern einzigartig darsteht (vgl. NIEMITZ und SPRANKEL, im Druck). Auch die Verknöcherung der Hinterextremität war bei diesem Tier im Vergleich mit anderen Halbaffen besonders weit entwickelt, doch konnte das Jungtier weder springen noch laufen, dagegen aber - großteils wegen der weit entwickelten Hände - recht sicher und behende klettern (vgl. NIEMITZ, im Druck).

Die Schwanzquaste zeigte einen recht fließenden Übergang zur übrigen Schwanzhaut und reichte proximal fast bis zur ventral gelegenen Tastfläche. Auch wies der Schwanz die schon von LeGROS CLARK (1924) beschriebene Bänderung mit einem dunklen Querstreifen pro Schwanzwirbel auf, die später verloren geht und bei erwachsenen Tarsiern nicht mehr zu finden ist. Im übrigen entsprach dieses Exemplar anderen Beschreibungen (SPRANKEL, pers. Mitteilung, PODOLSCHACK, pers. Mitteilung, LeGROS-CLARK, 1924) und ist an anderer Stelle unter vornehmlich ethologischen Aspekten beschrieben (NIEMITZ, im Druck).

Während die Drüsen des Zirkumoralorgans (SPRANKEL, 1968) aktiv waren, konnte die epigastrische Drüse nicht mit Sicherheit erkannt werden. Auch die Drüsenkomplexe in den Ohrgängen mußten als noch weitgehend inaktiv bezeichnet werden. Die Testes vollziehen bei Tarsius einen bleibenden Deszensus erst im Verlauf der sexuellen Reifung. Daher kann an diesem

Tier weder ihre Lage noch Größe beschrieben werden.

5. 2. Die Entwicklung vom neonaten zum adulten Zustand

5. 2. 1. Fellzeichnung und Farbe

Auf die Entwicklung des Gewichtes wird in Abb. 71 eingegangen und seine Funktion zum Alter heranwachsender Tarsier konstruiert. Aus den Korrelaten des Gewichtes mit verschiedenen Fellkennzeichen ließen sich verschiedene Erkenntnisse zur Entwicklung der Fellcharakteristika herleiten, welche in Tab. V und den nachstehenden Abbildungen zusammengefaßt sind. Zunächst wurde zur Kontrolle das Gewicht mit dem Geschlecht korreliert, einem Kriterium, das nicht von den Änderungen des Gewichtes abhängig sein kann und deshalb nahe null liegen muß. Bei einer Stichprobe von $n = 27$ beträgt es auch nur etwa $+ 0,14$, was im Vergleich zu den anderen in der Tabelle aufgeführten Korrelaten tatsächlich auffallend niedrig ist. Die Korrelation zwischen geschätzter Altersklasse (infantil, juvenil, immatur, adult) und Geschlecht ergab bei einer größeren Stichprobe von $n = 58$ einen erwartungsgemäß noch geringeren Wert von $+ 0,09$, was das Ergebnis der Gewichtskorrelation bestätigt. Beide Korrelate waren darüberhinaus so niedrig, daß sich keine Signifikanz dieser Ergebnisse errechnen ließ.

Nach dieser Prüfung der Aussagefähigkeit der nachstehenden Korrelate des Gewichtes wird die geschätzte Helligkeit des Felles ($\hat{=}$ Schätzwert der Intensität dunkeler Pigmente) als erste dieser Beziehungen beschrieben. Sie lieferte bei $n = 19$ einen immerhin über zweieinhalb mal so hohen, doch ebenfalls noch nicht signifikanten Wert von zirka $- 0,37$. Bei der Codie-

Variablen	Wert	n	Signifikanz
Gewicht - Geschlecht	0,1413	27	nicht signifikant
Gewicht - Intensität dunkeler Pigmente	- 0,3689	19	nicht signifikant
Gewicht - Intensität der roten Farbstoffe	0,7952	21	stark signifikant
Gewicht - Vorhandensein eines braunen Zeichens am Knie	- 0,9298	11	signifikant
Gewicht - Orangefärbung der Ohrbasis	- 0,8542	32	stark signifikant
Gewicht - Farbe der Iris	0,8253	12	stark signifikant
Gewicht - schwarzes paranasales Zeichen	- 0,8126	12	stark signifikant
Gewicht - Anzahl der Flecken im Ohr	0,2160	10	nicht signifikant

Tab. V: Produkt-Moment-Korrelationen des Gewichtes heranwachsender *T.bancanus*. "Nicht signifikant": p größer-gleich 0,05; "signifikant": p kleiner als 0,05; "stark signifikant": p kleiner als 0,01.

rung von hell $\hat{=}$ 1 bis dunkel $\hat{=}$ 3 bleibt daher zu prüfen, ob Tarsius bancanus im Verlauf seiner Jugendentwicklung tatsächlich ein etwas helleres Fell erhält, denn dies ließe sich als einen gewissen Selektionsvorteil vergleichsweise dunkler Jungtiere gegenüber helleren interpretieren. Das Histogramm in Abb. 77 ergibt trotz technisch bedingter Zusammenfassung aller nicht-adulten Tarsier und relativer Überrepräsentation immaturer, also den erwachsenen Tarsiern sehr ähnlicher Tiere, die gleiche, wenn auch hier nicht sehr klare Tendenz an. Doch ist bei dieser univariaten Aussage die Stichprobe entsprechend größer ($n = 41$) und liefert somit auch einen zuverlässigeren Wert.

Sehr viel deutlicher dagegen ist die von der Entwicklung der Helligkeit des Felles zu unterscheidende Rottönung des Felles, welche als Schätzwert für die Intensität roter Farbstoffe anzusehen ist. Abb. 8 zeigt eine klare Rechtsverschiebung der adulten Individuen zu orange- bis braunem Fell gegenüber den auch hier zusammengefaßten nicht adulten Tarsius bancanus borneanus. Die detailliertere Aussage des Korrelates von Rottönung mit dem Gewicht in Tab. II errechnete sich zu einem stark signifikanten Wert von etwa $+ 0,80$ bei $n = 21$, was darauf hinweist, daß wegen der recht gut linearen Abhängigkeit (hohes Korrelationsmoment) die Zunahme der Rot-Intensität schon recht früh beginnt, sich allmählich vollzieht und nicht erst mit dem Erwachsen-Werden einsetzt. Man könnte annehmen, daß diese Rotfärbung im Zusammenhang steht mit der Aktivität der Hautdrüsen im Kopfbereich, deren Sekrete meist leuchtend orange-braun sind. Hier käme jedoch im für diese Argumentation genügenden Umfang nur das Sekret der Ohr-

gänge in Frage, da das Zirkumoralorgan ja bereits bei wenige Tage alten Tarsius bancanus aktiv ist.

Ein zweites Argument gegen den oben aufgeführten Gedanken liefert die nächste Korrelation des Gewichtes mit dem braunen Abzeichen im Fell des Knies dieser Tarsius-Art, das mit Sicherheit nicht oder zumindest nicht nur der Färbung durch Sekrete zuzuschreiben ist, welches sich auch bei lange gelagerten Bälgen unverändert erhält, und das darüberhinaus zumeist wesentlich dunkler ausgeprägt ist, als frisches Sekret oder dessen gealterte Reste. Sein signifikanter Korrelationswert von $-0,93$ kommt dem Idealwert von $-1,0$ für negative lineare Abhängigkeit schon recht nahe und bedeutet eine klare Zunahme der Häufigkeit dieses Fellzeichens mit dem Gewicht. Das Histogramm in Abb. 70 verdeutlicht dies: die starke Ähnlichkeit von adulten und nicht-adulten Individuen leitet sich nämlich aus der Tatsache her, daß etwa $3/4$ der Jungtiere als "immatur" klassifiziert wurden. Die recht wenigen von den adulten abweichenden Exemplare sind jünger und gleichen den Alttieren bezüglich dieser Variablen weniger, was auch aus dem für eine lineare Entwicklung sprechenden Korrelat hervorgeht.

Würde man einen Einfluß auf die Fellfarbe postulieren durch die mit eintretender sexueller Aktivität verstärkte Sekretion, so würde im Gegensatz zu den gefundenen Ergebnissen eine deutliche Verstärkung solcher Orange-Braun-Töne erst mit dem Erreichen des adulten Gewichtes zu erwarten sein. Wie jedoch gezeigt wird, schlägt sich die Hodengröße bei den Männchen zumindest dieser Art auch durch eine Zunahme des Gewichtes nieder, wogegen SPRANKELs Beobachtung steht (pers. Mitteilung), daß sexuell aktive Männ-

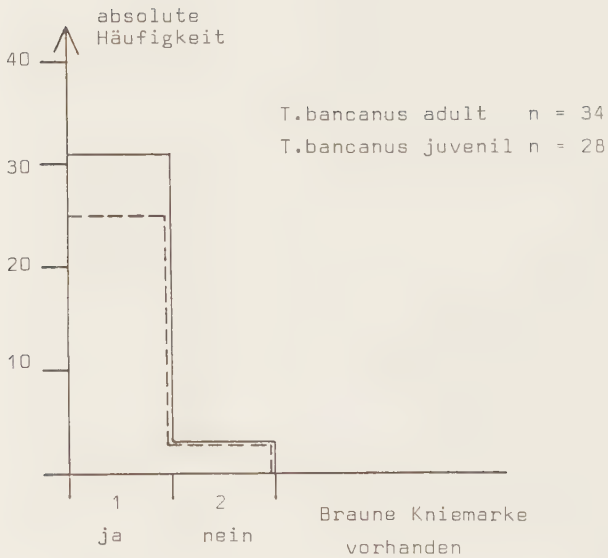


Abb. 70: Häufigkeiten des Vorhandenseins bzw. der Abwesenheit eines braunen Abzeichens im Fell des Knies bei adulten und bei jungen *T. bancanus*.

chen in Gefangenschaft Gewicht verloren. Hier eine Kausalität zu suchen liegt jedoch außerhalb des Problems. In der biologischen Interpretation bedeutet dies jedoch ein recht starkes Argument für den Einfluß der Sekrete auf die Farbe des Felles, da beide Faktoren, Gewicht und Sekretion, über die sexuelle Aktivität gekoppelt sind (siehe unten). Die stark signifikante und auch recht hoch korrelierte Zunahme der Orangefärbung der Ohrbasis (Tab. IV) von $-0,85$ ($n = 32$) bestätigt dies. Doch zeigt die Differenz der beiden Korrelationen des Gewichtes mit dem Vorhandensein des braunen Abzeichens am Knie einerseits und mit der Orangefärbung der Ohrbasis andererseits von knapp $0,08$ im Zusammenhang mit der oben aufgeführten Argumentation, daß eine Zunahme bestimmter Rot-braun Pigmente im Fell von Tarsius bancanus mit zunehmendem Alter tatsächlich gegeben ist.

Dies kann man auch aus dem Korrelat der Farbe der Iris und dem Gewicht ersehen, welches bei hoher Signifikanz einen Wert von $+0,83$ bei $n = 12$ aufweist. Die Irisfarbe ist bei ganz jungen Tarsiern dunkel-blau-grau. Sie wird im Verlauf der Entwicklung allmählich heller bei gleichzeitiger Veränderung der Farbe: bei einem Gewicht von etwa 40 g erreicht sie ein Zwischenstadium von grün-orangener Tönung, welche langsam - bis zum Gewicht von etwa 80 g - einem leuchtend orangenen Farbton weicht. Bei adulten Tarsius bancanus kann diese ziemlich früh einsetzende und langsame Zunahme des braunen Pigments bis zu einem kräftigen Braun der Iris führen.

Die Zunahme der Ausprägung eines schwarzen Abzeichens im paranasalen Fell mag in Ergänzung zum Voranstehenden vielleicht sozial-kommunikatorischen Bezug im Zu-

sammenhang mit der Mimik haben. Der stark signifikante Wert von $-0,81$ ($n = 12$) weist ebenfalls auf eine allmähliche Entwicklung hin.

Ferner soll noch auf die Korrelation zwischen der Häufigkeit von Flecken im Ohr mit dem Gewicht eingegangen werden, welche durch mit Schmutz verklebtes Sekret entstehen. Ihre Abhängigkeit vom Gewicht ist mit einem Wert von $+0,22$ ($n = 10$) so niedrig, daß kein signifikantes Ergebnis zu errechnen war. Dies erklärt sich zum Teil aus der Tatsache, daß dieses Phänomen unter anderem mit der Hodengröße adulter Männchen in Zusammenhang steht und es bei Jungtieren auch aus anderen Gründen recht selten auftritt wober auch die Kleinheit der Stichprobe rührt. Bei stark verparasitierten Tieren ist es ein Zeichen für das Nachlassen der Körperpflege im geschwächten Zustand.

5. 2. 2. Alter und Gewicht sowie Schlüsse zur Jahreszeitlichkeit der Reproduktion von *T. banc.borneanus*

Abb. 71 zeigt das Gewicht einiger selbstgefangener Tarsier und ihre jeweiligen Fangdaten. Die adulten Männchen sind wegen der Übersichtlichkeit im Zusammenhang mit den nachstehenden Gedankengängen weglassen. Aus der Zunahme des Gewichtes in der Zeit bei den nicht erwachsenen Tieren Friedrich (FR), Susi (SU), Heinrich (HE), Cecilia (CE) und Nico (NI) wurde eine graphische Korrelation von Gewicht und Alter konstruiert, welche durch die gestrichelte Linie gekennzeichnet ist. Diese Funktion beruht ferner auf der Feststellung, daß sich Susis Gewicht nach Erreichen des adulten Gewichtes von 118 g Mitte April 1972 nicht mehr wesentlich änderte. Das Männ-

chen Judas wurde wegen des großen zeitlichen Abstandes der Fänge und aus anderen Überlegungen (siehe Kap. 6) nicht für die Konstruktion der Alters-Gewichtsfunktion herangezogen. Die Gewichtszunahme von Nico, der unter Gefangenschaftsbedingungen aufgezogen wurde (seine Gewichtszunahme war bei Fütterung ad libitum fast genau linear; NIEMITZ, 1974) und von dem in der Wildbahn lebenden Heinrich (HE) gleichen sich genau. Hingegen erlaubt die geringe Gewichtszunahme von Cecilia (CE) nicht unbedingt einen generalisierbaren Schluß, da das Datum ihres Wiederfanges derart kurzzeitig hinter dem Erstfang liegt, daß Schwankungen von Tag zu Tag durchaus noch eine Rolle spielen können.

Das durch die gestrichelte Linie angegebene approximative Korrelat, welches das Erreichen des adulten Gewichtes nach fast einem Jahr annimmt, stützt sich vor allem aber auch auf die Extrapolation der Ergebnisse anderer Untersuchungen (NIEMITZ, 1974) an Moses und Nico und der Zunahme von deren morphologischem und ethologischem Reifezustand während der jeweiligen Beobachtungsphasen, die ebenfalls ein Erwachsen-Werden in etwa diesem Zeitraum als wahrscheinlich erkennen ließen. Eine Fehlschätzung im Raum von minus 10 % und plus 15 % wäre indessen auch kein grosser Fehler, da der Reifungsverlauf in seiner Geschwindigkeit auch im natürlichen Habitat innerhalb eines gewissen Prozentsatzes schwanken dürfte. Die als Richtwert und als "Eichkurve" für die Wachstumsfunktionen benutzte Linie wurde oben trotz ihrer recht guten Sicherheit auch nur unter diesem Vorbehalt benutzt. Doch bleibt festzuhalten, daß sie aus den genannten Gründen für diesen Zweck als geeignet anzusehen ist.

Des weiteren sind aus Abb. 71 folgende Einzelheiten



zu ersehen. Im Dezember 1971, im Januar und Februar 1972 und im Januar 1973 wurden 4 gravide Weibchen gefangen: Ruth (RU), Jaqueline (JQ), Petra (PE) und Susi (SU). Davon wurde Ruth erst im Mai als zuvor gravid erkannt, als sie bei Wiederfängen ohne erkennbare pathologische Anzeichen oder Schwäche plötzlich bis auf ein Gewicht von 114 g abgenommen hatte (Januar 131 g). Um sicher zu gehen, wurde für ihren Fall eine Wahrscheinlichkeitsrechnung angestellt. Das Durchschnittsgewicht der mit Sicherheit nicht graviden adulten Weibchen war 118,9 g ($n = 18$) bei einer Standardabweichung von $s = 8,0$ g. Bei einer Entfernung des Meßwertes vom Mittelwert von 1,5 s besteht rechnerisch über 90 % Wahrscheinlichkeit, daß das hohe Gewicht Ruths kein Zufall war. Die einzige Erklärung liegt, wie oben begründet, in einer nicht sofort erkannten Gravidität.

In den Monaten April, Mai, Juni, Juli und August 1972 und im März 1973 wurden 9 Weibchen gefangen, bei welchen keine Gravidität festgestellt wurde: Lore (LO), Ruth (RU), Lilo (LI), Tina (TI), Barbara (BA), Maria (MA), Susi (SU), Lilo (bei ihrem Wiederfang im März 1973 ebenfalls nicht sichtlich trächtig) und Jacqueline (JQ). Von der auffälligen Verteilung der graviden Weibchen auf der Zeitachse her war die Nullhypothese zu prüfen:

Legende zu Abb. 71, S. 158: Das Gewicht einiger T.bancanus und ihre jeweiligen Fangdaten zwischen Nov. 1971 und Apr. 1973. Die zu einem Individuum gehörenden Koordinatenpunkte sind durch einen Strich verbunden. Die gestrichelte Linie ist eine aus den hier eingetragenen Gewichtsverläufen und anderen Überlegungen (siehe Text) konstruierte hypothetische Alters-Gewichts-Funktion. + bezeichnet gravide Weibchen.

Eine jahreszeitlich unterschiedliche Geburtenhäufigkeit tritt nicht auf. Die Häufung der Graviditäten zu Beginn des Jahres ist rein zufällig.

Wenn, wie in der Literatur angegeben, die Tragzeit von Tarsius mit ca. 180 Tagen anzusetzen wäre (ULMER, 1963; Schätzung von SPRANKEL, pers. Mitteilung), so wäre für den Fall, daß keine jahreszeitlichen Häufungen aufträten, die Chancen bei jedem gefangenen Weibchen etwa 0,5 gravid, und 0,5 nicht gravid zu sein. Wenn jede zweite Gravidität unerkannt bliebe, so würde die Wahrscheinlichkeit für eine erkannte Gravidität bei 0,25 liegen. Dies würde auch gut mit der kleinen Stichprobe übereinstimmen, und zwar in zweifacher Hinsicht:

1. in der Relation 4 gravider zu 10 nicht gravider Weibchen ($4 / 14 = 0,285$ ungefähr gleich 0,25) und
2. durch die Tatsache, daß in 13 Beobachtungsmo-
naten bei etwa einem Fang pro Monat 4 gravide Weibchen gefangen wurden, was pro Monat einen Durchschnitt von $4 / 13 = 0,31$ ergibt.

Beide Rechenwerte stimmen trotz der kleinen Stichprobe ziemlich gut mit dem Überlegungswert überein. Als Wert für die nun folgende Wahrscheinlichkeitsrechnung haben wir - etwas zuungunsten unserer eigenen Beweisführung - die Wahrscheinlichkeit $p = 0,3$ gewählt, weil damit leichter zu rechnen war als mit 0,25 und, wie man am Ergebnis sehen wird, ein relativer Fehler vom Schätzwert von $\pm 50\%$ die Aussage des Ergebnisses prinzipiell überhaupt nicht beeinflußt.

Wenn die Wahrscheinlichkeit p für das Ereignis "Fang eines graviden Tarsius-Weibchen" pro Fang 0,3 beträgt, so hat der Wiederholungsfall, zwei gravide Tarsier

hintereinander zu fangen, nach der Kombinatorik die Wahrscheinlichkeit $p = 0,3^2 = 0,09$. Da eine jahreszeitliche Abhängigkeit geprüft wird, kann der Fang der graviden Susi im Januar 1973 mit dem von Jacqueline im Januar 1972 als zwei solche Ereignisse im Januar rechnerisch zusammengefaßt werden. Somit ergibt sich für die trächtigen Tiere Ruth, Jacqueline und Susi der Wiederholungsfall, welcher die Wahrscheinlichkeit $p = 0,3^3 = 0,027$ hat. Der Fang des nächsten graviden Exemplares Petra (PE) ist durch den Fang eines vermutlich überschweren, nicht trächtigen Tieres zeitlich getrennt. Bei freier Kombinatorik - und es ist aus den übrigen Erfahrungen nicht anzunehmen, daß die Chancen von graviden und nicht graviden Weibchen gefangen zu werden ungleich waren (siehe unten) - besteht für diese Kombination die Wahrscheinlichkeit von aufgerundet $p = 0,6$, was für die Reihenfolge der Fänge 3 x gravid und 1 x (nicht gravid plus gravid) die Wahrscheinlichkeit von

$$p = 0,3^3 \cdot 0,6 = 0,016$$

ergibt. Das Ereignis "4 gravide und ein nicht gravid" Tiere zu fangen kommt aber in 5 Permutationen vor. Demnach ist

$$p_I = 0,08.$$

Allein durch diese Tatsache kann also die Nullhypothese mit etwa 92 % Wahrscheinlichkeit verworfen werden.

Von den im Sommer gefangenen Weibchen, welche alle nicht trächtig waren, wurden die 2 vormals trächtigen Tarsier Ruth und Jacqueline aus der Wahrscheinlichkeitsrechnung ausgeschlossen, weil für sie das Prinzip der Chancengleichheit (in diesem Fall: gravid

zu sein) nicht bestand. Da hier die Nullhypothese geprüft wird, muß für die anderen gefangenen Weibchen angenommen werden, sie hätten alle gleiche Chancen, konzipiert zu haben. Für Susi wurde der Status des Erwachsen-Seins angenommen, da sie Ende Juli bereits 3 1/2 Monate etwa gewichtskonstant gewesen war. Die Wahrscheinlichkeit, ein als nicht gravid eingestuftes Weibchen zu fangen, liegt bei $p = 1 - 0,3 = 0,7$. Für den eingetretenen siebenfachen Wiederholungsfall des gleichen Ereignisses würde dies eine Wahrscheinlichkeit von $0,7^7$ für die Richtigkeit der Nullhypothese bedeuten. Diese ist

$$p_{II} = 0,0824.$$

Die Wahrscheinlichkeit der Koinzidenz beider Ereignisse errechnet sich wegen zwei Möglichkeiten der Reihenfolge aus dem doppelten Produkt der Einzelwahrscheinlichkeiten:

$$p = 2 \cdot 0,08 \cdot 0,0824 = 0,0052.$$

Inzwischen kann also die Nullhypothese mit 99,48 % Sicherheit verworfen werden.

Aus den gefangenen sehr jungen Tieren Benjamin (BE), Moses (MO) und Nico (NI) lassen sich mit Hilfe der oben hergeleiteten Gewichts-Alters-Funktion leicht - zwar nicht unbedingt die Geburtswochen, so doch aber - mit großer Sicherheit deren jeweiliger Geburtsmonat zurückberechnen. Am 17. Februar 1973 erlitt Susi den Abort eines sehr weit fortgeschrittenen 12 g schweren Foetus (Protokollnummer 05). Bei einer angenommenen Zunahme des Gewichts von 12 g auf 24 g etwa im letzten Graviditätssechstel wäre dieser Foetus Mitte März geboren worden. Mit Sicherheit kann man ihm den Geburtsmonat März zuteilen.

Einer unserer Helfer berichtete, im Rahmen einer ornithologischen Feldstudie von zusammengekommen über 2 Jahren Dauer unter etwa 20 gefangenen Tarsiern von einem einzigen infantilen Individuum. Dessen Mutter hatte das lebensfähige Jungtier am 19. Februar 1969 im Fangnetz zur Welt gebracht; bis zum natürlich bedingten Termin können - wenn überhaupt - nur wenige Tage gefehlt haben.

Die 4 aus den Fängen datierbaren Geburten in 13 Fangmonaten ergeben bei zufälliger Verteilung der Geburtstermine, in einem Monat ein solches Jungtier zu fangen, nach der Stichprobe eine Wahrscheinlichkeit von $p = 4 / 13 = 0,308$. Wegen der Kleinheit der Probe dürfte der Wert $p = 0,3$ für die Berechnung ausreichend genau sein. Die Geburten verteilen sich, wie Abb. 71 zeigt, wie folgt:

März	05, 1 Geburt
April	BE, 1 "
Mai	NI, 1 "
Juni	MO, 1 "

Danach besteht ein vierfacher Wiederholungsfall von Ereignissen mit je 0,3 Wahrscheinlichkeit. Diese berechnet sich zu

$$p_{III} = 0,3^4 = 0,0081.$$

Wenn die durch das Skelett und das Präparationsdatum verbürgte Geburt im Februar 1969, von der unser Helfer berichtete, mit einbezogen würde, ließe sich die anschließende analoge Rechnung aufmachen:

$$5 / 13 = 0,38; \quad p = 0,38^5 = 0,0079.$$

Auch durch Hinzuziehen dieses Falles ergibt sich also

die gleiche Wahrscheinlichkeit der Hypothese.

Die Nullhypothese, daß die Geburten gleichmäßig über das Jahr verteilt seien, braucht nicht besonders formuliert zu werden, da eine 100%-ige Abhängigkeit der Geburtstermine von den Graviditätsmonaten besteht. Aus dem gleichen Grunde muß man die Geburten rechnerisch als abhängige Koinzidenz betrachten, deren Ereigniswahrscheinlichkeit ebenfalls nur mit dem Produkt der anderen Wahrscheinlichkeiten verrechnet werden kann und, da drei Elemente vorliegen, in sechs Permutationen vorkommt:

$$\begin{aligned} P_{\text{ges.}} &= 6 \cdot (P_I \cdot P_{II} \cdot P_{III}) \\ &= 6 \cdot 0,08 \cdot 0,0824 \cdot 0,0081 \\ &= 0,00032. \end{aligned}$$

Damit hat die Koinzidenz der drei Berechnungen praktisch keine Zufallswahrscheinlichkeit; die Nullhypothese kann mit 99,968 % Sicherheit abgelehnt werden.

Die hauptsächlichen Fehlerquellen des vorstehenden Gedankenganges wären:

1. angenommene Chancengleichheit gravider und nicht gravider Tarsier, gefangen zu werden,
2. daß etwa jede zweite Gravidität erkannt wird, und
3. die Berechnung der Wahrscheinlichkeit, ein graves oder ein nicht graves Weibchen zu fangen.

Sollten hier Fehlschätzungen die Wahrscheinlichkeit eines Irrtums der Berechnung ver Hundertfachen, so verbliebe immer noch eine Signifikanz von etwa 97 % für die Falschheit der Nullhypothese.

Dagegen sagt diese Berechnung nicht alles über die tatsächliche Verteilung der Geburten. Aber auch diese läßt sich aus Abb. 71 ungefähr bestimmen. Legt man die oben begründete Alters-Gewichts-Linie durch die Koordinatenpunkte der Fänge von Yvonne (YV), Cecilia (CE), Heinrich (HE), Kathy (KA) und durch den Erstfang von Susi und fügt den von meinem Helfer berichteten Fall hinzu, so fallen 3 der 5 Tiere in jene Monate, in denen auch die vorher vermerkten Geburten stattgefunden hatten. Die Tarsier Heinrich und Kathy wären im September und im November geboren worden.

Die Geburt von Judas (JU), berechnet für den Januar 1972, wird hier trotz recht guter Obereinstimmung mit den sonstigen Daten nicht herangezogen, da es sich bei diesem Tier wahrscheinlich um ein temporär sexuell inaktives Tarsius-Männchen handelt (siehe unten), daß vielleicht nicht jung, sondern eventuell ein besonders leichtes Tier war.

Auch aus diesem Grunde wurde auf eine Einbeziehung Judas' in die Alters-Gewichts-Funktion verzichtet (siehe oben). Das sich nun ergebende Bild von stattfindenden Geburten über das ganze Jahr hinweg mit einer deutlichen Häufung der Geburtenziffern in den Monaten Februar bis Juni dürfte den Verhältnissen am nächsten kommen.

Dies findet eine weitere Stütze durch das Datum einer in Gefangenschaft erfolgten Geburt eines T.banc. borneanus, dessen Konzeption wahrscheinlich noch in der Wildbahn stattgefunden hatte (SPRANKEL, in Vorbereitung).

Die recht gute Obereinstimmung der rückwärtigen Extrapolation der Koordinatenpunkte zu den dazu gehö-

renden Geburtsterminen mit den zuvor berechneten Wahrscheinlichkeiten bestätigt ihrerseits auch wieder die approximative Richtigkeit der ansonsten schon begründeten Funktion von Alter und Gewicht. Daher konnte sie als "Eichkurve" für die Wachstumsgeschwindigkeiten verschiedener Organe, besonders der Extremitäten, verwandt werden.

6. Prüfung auf die Existenz einer eigenen Kategorie sexuell inaktiver adulter Männchen

Unter den in Sarawak gefangenen Männchen von Tarsius bancanus waren einige Individuen aufgefallen, welche bei adulten Körpermaßen deutlich kleinere Hoden aufwiesen. In der Relation von Hodenlänge zu Rumpflänge (Abb. 72) schienen diese Tiere eine eigene statistische Population darzustellen. Es handelt sich um die Individuen Vincent (VI), Otto (OT), Patrick (PT), Armin (AR), Timothy (TIM) und zunächst auch um Judas (JU), welche statistisch bei gleicher Rumpflänge, deutlich kleinere, mit Sicherheit sexuell inaktive Hoden besitzen.

Jene 25 adulten Männchen aus den gleichen Fanggebieten, bei denen die Hodengröße gemessen worden war, wurden alle, ohne eine weitere Auswahl zu treffen, diesen 5 Individuen zum Test auf Gleichheit der statistischen Populationen gegenübergestellt. Die graphische Darstellung in Abb. 73 zeigt ein tetravariates Diagramm, bei welchem die 3 Dimensionen des Blockdiagrammes durch Gewicht, Rumpf- und Schwanzlänge gebildet werden. Um Platz für eine vierte Dimension zu bekommen, haben wir die Grundfläche in regelmäßigen Abständen in ihren beiden Dimensionen geteilt und so ein definiertes Vakuum im Raum geschaffen. Die perspektivisch dargestellten Felder der Grundfläche entsprechen also Ausschnitten des Koordinatensystems der Grundfläche, stellen also keine Klassen dar und liefern somit den vollen Informationswert des Koordinatensystems. Jedes Tarsius-Männchen, an dem alle 4 Messungen vorgenommen wurden, ist nun durch eine Säule repräsentiert, deren Position und Höhe durch die 3 genannten Maße bestimmt ist. Als viertes Kriterium wurde nun die Hodenlänge eingeführt, wobei

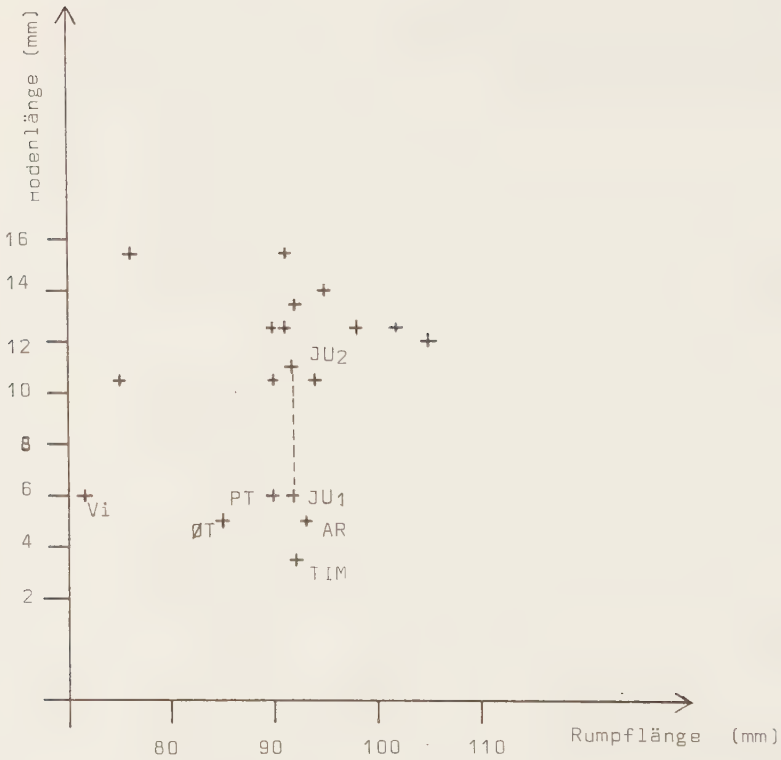


Abb. 72: Beziehungen von Hodenlänge zu Rumpflänge von in freier Wildbahn gefangenen *T. bancanus*. Zwei deutlich abgesetzte "Bündel" (cluster) sind erkennbar (Erläuterung im Text).

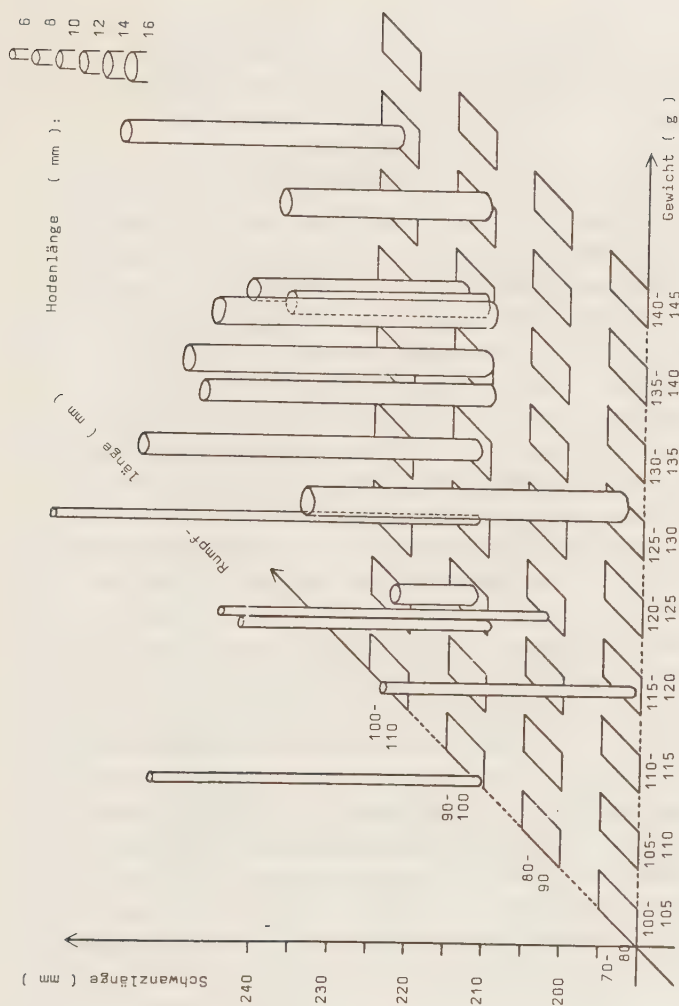


Abb. 73: Tetravariates Diagramm in Freiheit gefangener T. bancanus. Die durch Felder gekennzeichneten Flächen der Koordinaten Rumpflänge und Gewicht zeigen die jeweils angegebenen Intervalle ohne Klassenbildung, d.h. ohne Informationsverlust. (Erläuterung im Text).

der Durchmesser der Säulen ein Maß für die größte Länge der Testes darstellt (siehe Legende in der Graphik).

Wie nun die Abbildung in Verbindung mit der in Tab. VI angegebenen statistischen Sicherung klar erweist, unterscheiden sich die beiden postulierten Gruppen von Männchen nicht in der Rumpflänge: die Säulen stehen statistisch etwa in der gleichen Tiefe des Raumes auf der Grundfläche, und der T-Wert von $-1,155$ bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $p = 0,266$ zeigt, daß die beiden Gruppen nicht zu trennen sind. Auch bei der Schwanzlänge, repräsentiert durch die Höhe der Säulen, war kein signifikanter Unterschied zu erkennen. Die Tiere mit kleineren Hoden aber hatten bei dieser Stichprobe eine durchschnittliche Schwanzlänge von 230 mm , was etwa 12 mm über dem Durchschnitt der gesamten adulten Population liegt und 10 mm über der hier durch Fang zufällig gezogenen Stichprobe adulter Männchen. Es kann sich also bei den Männchen mit kleineren Testes keinesfalls um Jungtiere handeln. Die in der Tabelle der Übersichtlichkeit wegen nicht angeführten Maße von Oberschenkel, Unterschenkel und Hinterfuß der Tiere beider Gruppen deuteten ebensowenig auf Ungleichheit hin. Die Irrtumswahrscheinlichkeiten dieser Tests lieferten Werte von $p = 0,21$, $0,50$ und $0,61$, also ebenfalls sehr hoch insignifikante Ergebnisse.

Die Messungen an den linken und rechten Hoden, welche zusammengefaßt in Abb. 74 dargestellt sind, wurden aus zuvor festgelegten technischen Gründen nach Körperseiten getrennt berechnet. Beide Resultate des T-Tests ergaben hochsignifikante Sicherheiten für

Tab. VI

Variable	Ergebnisse der subdom. Gruppe			Ergebnisse der dom. Gruppe			Bartlett-Test auf Gleichheit der Varianzen		T-Test auf Gleichheit der Mittelwerte	
	n	Mi-wert	Standard-Sigma-messfehler	n	Mi-wert	Standard-Sigma-messfehler	Chi-Quadrat	p	t	p
linker Hoden	5	5,20	1,30	0,58	16	12,1	1,34	0,34	-10,052	0,000
rechter Hoden	5	5,40	0,89	0,40	16	12,0	1,65	0,41	- 8,532	0,000
Flecken im Ohr	4	1,00	0,00	0,00	7	1,74	0,48	0,18	- 3,873	0,008
Gewicht	5	112,0	7,25	3,24	17	128,9	5,13	1,24	- 5,929	0,000
Rumpflänge	5	87,8	8,90	3,98	12	92,8	7,72	2,23	- 1,155	0,266
Schwanzlänge	4	230	10,5	5,23	17	220	8,49	2,06	2,026	0,057
Hinterfuß	5	70,4	1,67	0,75	19	70,8	1,71	0,39	- 0,517	0,610

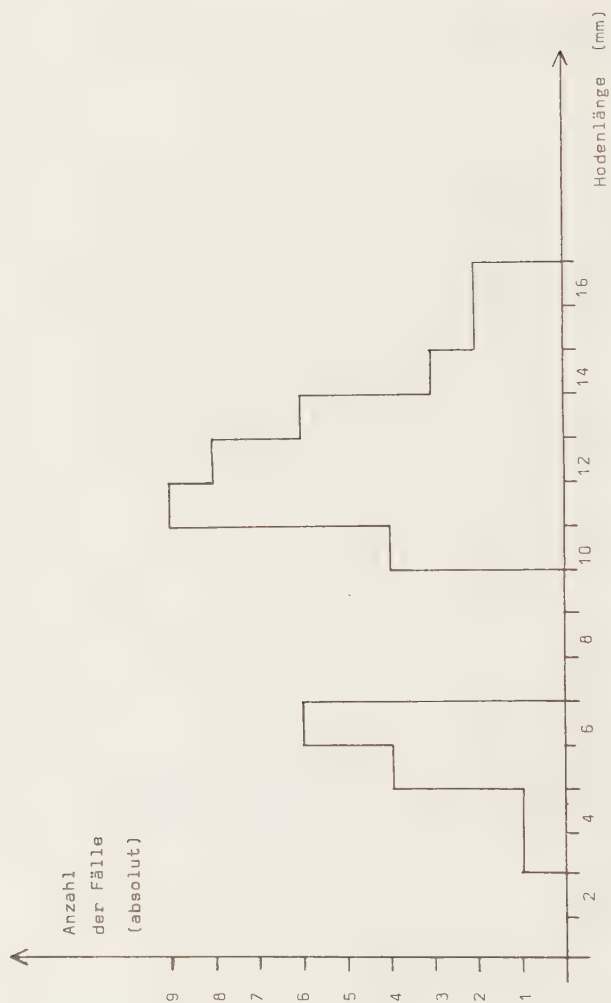


Abb. 75: Verteilung der Hodengrößen adulter *I. bancanus*.
Links setzt sich eine statistische Population von Männchen mit besonders kleinen Testes ab.

einen tatsächlich bestehenden Unterschied: mit sehr hohen T-Werten - 10,052 und - 8,532 und Irrtumswahrscheinlichkeiten von jeweils p kleiner als 0,0005 (bei p größer-gleich 0,0005 wäre auf 0,001 aufgerundet worden) unterschieden sich hier die beiden hypothetisch postulierten Populationen stark signifikant. Mit diesem Ergebnis korreliert das Gewicht der Individuen beider Gruppen. Die ebenfalls erwachsenen Männchen mit kleineren Hoden wogen nur 87 % des Durchschnittsgewichtes der potentiell sexuell aktiven Vergleichsgruppe. Bei einem T-Wert von - 5,929 beträgt auch hier die Irrtumswahrscheinlichkeit p kleiner als 0,0005. In Abb. 72 ist dies auch klar erkennbar: die dünnen Säulen, welche Tiere mit kleinen Hoden darstellen, befinden sich weiter links auf der Grundfläche, sind also leichter als jene mit großen Testes.

Hieraus müssen wir folgern, daß ein vermutlich nicht sehr hoher aber deutlich sich in den Fangquoten niederschlagender Prozentsatz von adulten, männlichen Tarsiern existiert, welcher bei dieser kleinen Stichprobe von 30 Individuen 20 % betrug, dessen Vertreter nicht die Anzeichen voller sexueller Aktivität erlangen und gleichzeitig signifikant leichter bleiben. Wegen des hohen Korrelates zum Gewicht, welches überdies keine erkennbaren jahreszeitliche Schwankungen zeigte, ist eine zeitweise Einstellung der sexuellen Aktivität recht unwahrscheinlich, wenngleich sich diese Möglichkeit auch nicht völlig ausschließen läßt. Einleuchtender wäre die Erklärung, es existierten bei T.bancanus sexuell inaktive adulte Männchen, ähnlich den "Vagabunden" bei Galago demidovii (Charles-Dominique, 1972) oder subordinierte maskuline Tiere, die somit sogar zu bestehenden Terri-

torien dominanter Tarsier gehören könnten. Hierzu sind Untersuchungen des Autors in Vorbereitung.

Der Fall des Männchens Judas (JU) konnte nicht mit Sicherheit geklärt werden. Sein Gewicht von 100 g beim ersten Fang könnte aber darauf hindeuten, daß dieses Tier eventuell doch noch ein etwas jüngeres Individuum war, wogegen allerdings die für adulte Tarsier nicht zu niedrigen Maße von Rumpf und Schwanz sprechen würden. Es kann auch sein, daß Judas zunächst Parasiten hatte oder aus anderem Grunde geschwächt war. Ob für diesen Spezialfall die unterdurchschnittliche Größe der Hoden als zufällige Koinzidenz zu werten ist oder auf einer eventuellen Schwächung unmittelbar beruht, läßt sich aus den vorhandenen Daten nicht erschließen.

7. Zusammenfassung

1. Zur Systematik: Die 3 Arten T.syrichtha, T.bancanus und T.spectrum sind morphologisch distinkt und anhand von Körpermaßen gut zu beschreiben.

1. 1. Alle allgemein formulierten Beschreibungen der Fellfarbe sind innerhalb des Genus systematisch bedeutungslos, mit der Ausnahme, daß T.spectrum statistisch dunkler ausfällt, als die beiden anderen Arten. Spezielle Zeichnungen des Felles, wie zum Beispiel eine braune Fellmarke am Knie, lassen unter bestimmten methodischen Voraussetzungen statistisch signifikante Unterschiede von systematischer Bedeutung erkennen.

1. 2. Die Prüfung der Unterarten auf ihre Beschreibbarkeit und damit auf die Erkennbarkeit ihrer Existenz ergab folgende Änderungen des Systems:

Tarsius syrichtha LINNAEUS 1758

T.syrichtha LINNAEUS 1758 ist statistisch und absolut weder von T.s.carbonarius HEUDE 1898 noch von T.s.fraterculus MILLER 1911 anhand von Daten in der Literatur und auch nach eigenen Messungen zu unterscheiden. Die beiden letztgenannten Unterarten gehen damit in der Stammform T.s.syrichtha auf. Diese Art hat demnach bisher keine weiteren beschreibbaren Unterarten.

Tarsius bancanus HORSFIELD 1821

T.saltator ELLIOT 1910 ist weder eine eigene Art noch - wie bei HILL (1955) - eine fragliche Unterart T.bancanus saltator ELLIOT 1910. Die zur Beschreibung

führenden Exemplare sind sogar fast typisch für T.b. bancanus. Die Unterart entfällt.

T.bancanus natunensis CHASEN 1940 wurde aufgrund fehlender Kenntnisse von Vergleichsmaterial zum Teil falsch charakterisiert. Die Unterart ist an T.banc. borneanus anzuschließen, da die einzigen auffallenden Unterschiede zur letzteren Subspezies in bestimmten Körperproportionen bestanden, welche auch bei Küstenformen von Borneo auftraten. Die Existenz einer ökologischen Varietät im entsprechenden Gebiet wurde diskutiert.

T.bancanus bancanus HORSFIELD 1821 und T.b.borneanus ELLIOT 1910 zeigen nur Tendenzen, sich in bestimmten Merkmalen zu unterscheiden. Sie sollten aufrecht erhalten werden, bis umfangreicheres Material vorhanden ist. Damit weist T.bancanus - entweder nur eine oder - zwei Unterarten auf, die Typusform und die Bornesische Subspezies.

Tarsius spectrum PALLAS 1778

T.spectrum pelengensis SODY 1949 bietet keinerlei signifikante Unterschiede zur Nachbarform T.s.spectrum PALLAS 1778 und ist deshalb der celebesischen Form anzugliedern. Das gleiche gilt für eine andere Subspezies von Celebes: T.s.dentatus MILLER & HOLISTER 1921, welche überdies zwei Verbreitungsgebiete von T.s.spectrum vermutlich geographisch trennen würde. T.s.pumilus erwies sich trotz nur 5 bekanntgewordenen Exemplaren als distinkte Unterart.

Die Existenz von T.s.sangirensis MEYER 1896 ließ sich nicht endgültig prüfen. Einige der vom Autor aufge-

fürten Merkmale sind nicht signifikant, für andere fehlt Material. Es sind also bei dieser Art die Subspezies T.s.spectrum, T.s.pumilus und T.s.sangirensis aufrecht zu erhalten; die Existenz der letzteren bleibt vorläufig nicht gesichert.

2. Zur Funktionsmorphologie: Die drei Arten unterscheiden sich in einer Reihe von Merkmalen, welche T.spectrum als relativ basale Art ausweisen, mit den vergleichsweise geringsten Spezialisierungen bezüglich der Lokomotion und dem Nahrungserwerb. Weit ausgeprägter ist in dieser Hinsicht T.syricha spezialisiert. Sein Grad der Adaptation ließ aber noch eine Entwicklung zu einem höheren Evolutionsniveau zu. Bei T.bancanus sind die Passungen so eng geworden, daß hier nicht nur die absoluten Extremwerte der morphologischen Kriterien für die Spezialisierung erreicht werden; hier liegt darüber hinaus auf den Proportionen der einzelnen Anteile der Sprungextremität ein viel schärferer Selektionsdruck, der sich in niedrigeren relativen Standardabweichungen der betreffenden Merkmale niederschlägt. Als biologisches Prinzip ließe sich folgern, daß sich extreme Spezialisierungen in der Streuung der Proportionen absolut und zueinander abbilden und somit durch Vergleich der relativen Streuungen auf den Spezialisierungsgrad geschlossen werden kann.

3. Eine Theorie der Ausbreitung und Entwicklung der rezenten Tarsier von einem Celebesischen Vorfahren nach Norden einerseits und über Kepulauan Lima nach Borneo andererseits wird diskutiert.

4. Eine Alters-Gewichts-Funktion wird hergeleitet. Die Funktion des Alters zeigt beim Heranwachsen

junger I.b.borneanus die unterschiedlichen Wachstumsgeschwindigkeiten verschiedener Organe deutlicher als Korrelate des Gewichts.

4. 1. Die Rumpflänge nimmt bis zum Erwachsen-Werden fast linear mit der Zeit zu. Die Anteile des Sprungbeines wachsen stark akzeleriert: der Hinterfuß erreicht nach etwa 3 1/2 Monaten ($\pm$ ca. 2 Wochen) praktisch seine volle Länge. Zu dieser Zeit hat die Länge des Rumpfes noch nicht 60 % ihres erwachsenen Maßes erreicht.

Die generelle Fellfärbung macht in der postnatalen Entwicklung von I.b.borneanus geringfügige Wandlungen durch, welche subjektiv am einzelnen Exemplar nicht feststellbar sind, sondern sich nur statistisch manifestieren.

5. I.bancanus pflanzt sich das ganze Jahr hindurch fort, zeigt aber eine signifikante Häufung der Geburten von Januar bis April.

6. Bei I.b.borneanus gibt es eine soziologische Kategorie erwachsener Männchen, welche sexuell praktisch inaktiv sein müssen. Bei der Behandlung des Themas wurde eine unseres Wissens neue Art der Darstellung von 4 Dimensionen in einem Diagramm eingeführt.

8. Literaturverzeichnis

- Abel, O.: Vorgeschichte der Tarsioidea. In: Weber
M.: Die Säugetiere. (Fischer, Jena 1928).
- Banks, E. Bornean Mammals, (Kuching 1949).
- Biegert, J.: Die Ballen, Leisten, Furchen und Nägel
von Hand und Fuß der Halbaffen. Z.Morph.Anthrop.
49: 316 - 409 (1959).
- Biegert, J.: Volarhaut der Hände und Füße. In: Ho-
fer, H., Schultz, A.H. und Starck, D.: Primatolo-
gia, Hb. der Primatenkunde, Bd. 2, Lieferung 3,
(Karger, Basel / New York 1961).
- Boetticher, H. von: Die Halbaffen und Koboldmakis,
Neue Brehm Bücherei (Ziemsen, Wittenberg 1958).
- Buettner-Janusch, J. & Andrew, R.J.: The use of the
incisors by primates in grooming. Am.J.phys.An-
throp. 20, 127 - 129 (1962).
- Buffon, Baron G.de': Buffon's natural history, con-
taining a theory of the earth, a general history
of man, of the brute creation and of the vegetab-
les, minerals etc. etc. Vol.VIII (Symonds, London
1807).
- Burgess, P.F.: Wildlife Conservation in North Borneo,
Malayan Nature J. 21rst Anniversary, Special Issue,
143 - 151 (Kuala Lumpur 1961).
- Burmeister, H.: Beiträge zur näheren Kenntniss der Gat-
tung Tarsius. Verlag Georg Reimer, Berlin (1846).

- Catchpole, H.-R. & Fulton, J.F.: Tarsius in captivity.
Nature 144, p 514 (1939).
- Charles-Dominique, P.: Ecologie et vie sociale de
Galago demidovii (Fischer 1808, Prosimii). Z.
Tierpsych. Beiheft 9, 7-41 (1972).
- Chasen, D.: A small Tarsier from the Natuna Islands,
Bull.Raffles Museum 15, 86 - 87 (Singapore 1940).
- Chiarelli, B.: Evolution of Primates, (Academic Press,
New York 1973).
- Colquhoun, D.: Lectures on biostatistics (Oxford
University Press, London 1971).
- Cook, N.: Notes on captive Tarsius carbonarius.
J.Mammalogy 20, 173 - 177 (1939).
- Cox, D.R. & Lewis, P.A.W.: The statistical analysis
of series and events. (Methuen-Wiley, London/ New
York 1966).
- Creel, N.: Die Anwendung statistischer Methoden in
der Anthropologie; Beitrag zur Erklärung der Ent-
wicklungsprozesse europäischer Populationen.
Dissertation (Tübingen 1968).
- Cumming, H.: On the habits of some species of Mammalia
from the Philippine Islands. Proc.Zool.Soc.Lond.
6, 67 - 68 (1838).
- Cunningham, J.T.: The development of Tarsius. Proc.
Zool.Soc.Lond. 495 - 496 (1919).
- Darnell, R.M.: Organism and environment. (Freeman,
San Francisco 1971).
- Darwin, C.: Die Entstehung der Arten durch natürliche
Zuchtwahl. (Neuersch. Reclam, Stuttgart 1967).

- Davies, R.G.: Computer programming in quantitative biology. (Academic Press, London/New York 1971).
- Davis, D.D.: Mammals of the lowland rain-forest of North-Borneo. Bull.Nation.Mus.Singapore 31, 53 - 57 (1962).
- Delius, J.D.: Stochastic analysis of the maintenance behaviour of skylarks. Behaviour 33, parts 1 - 2, 137 - 178 (1968).
- Dixon, F.: Programm HISTO (1970), vorhanden im Rechenzentrum der Justus-Liebig-Universität Giessen.
- Doyle, G.A.: Behavior of Prosimians. In: Schrier, A.M. & Stollnitz, F.: Behavior of nonhuman primates, vol. 5 (Academic Press, New York 1974).
- Elliot, D.G.: The genus *Presbytis* Eschr. and "Le Tarsier", Buffon. Bull.Amer.Mus.Nat.Hist. 28, 151 - 154 (1910).
- Elton, C.: The ecology of animals, Methuen's monographs on biological subjects. (Methuen, London 1933, Neudruck mit geringfügigen Änderungen 1953).
- Evans, C.S.: Maintenance of the Philippine Tarsier in a research colony. Internat.Zoo Yearbook 7, 201 - 202 (1967).
- Fogden, M.P.L.: Some aspects of the ecology of bird populations in Sarawak, Ph.D.Thesis (Oxford 1970).
- Fogden, M.P.L.: A preliminary field-study of the Western Tarsier (4-day reserach seminar on prosimian biology) in press.
- Fock, et. al.: Programm LIDO (1970), vorhanden im Rechenzentrum der Justus-Liebig-Universität Giessen.

- Forbes, H.O.: A hand-book to the primates; Allen's naturalist's library. (Allen, London 1894).
- Fulton, J.F.: A trip to Bohol in quest of Tarsius. Yale J.Biol.Med.11, 561 - 573 (1939).
- Gebhardt, E.: Programm PAMVI (1973), vorhanden im Rechenzentrum der Justus-Liebig-Univ. Giessen.
- Gebhardt, E. et. al.: Programm NRPM (1972), vorhanden im Rechenzentrum der Justus-Liebig-Univ. Giessen.
- Grand, T.I.: The functional anatomy of the ankle and foot of the slow loris (Nycticebus cougang). Amer. J.phys.Anthrop. 26, 207 - 218 (1967).
- Grand, T.I. & Lorenz, R.: Fuctional analysis of the hip joint in Tarsius bancanus (Horsfield 1821) and Tarsius syrichta (Linnaeus, 1758). Folia primat. 9, 161 - 181 (1968).
- Gyldenstolpe, N.: On a collection of mammals made in eastern and central Borneo by Mr.Carl Lumholtz. Kungl.Sv.Vet.Akad.Handl. 60, Nr. 6, 1 - 62 (1919).
- Hall-Craggs, E.C.B.: An osteometric study of the hindlimb of the Galagidae. J.Anat.Lond. 99, 119 - 126 (1965).
- Harrisson, B.: Getting to know about Tarsius. Malayan Nature J. 16, 197 - 204 (1962 a).
- Harrisson, B.: Trying to breed Tarsius. Malayan Nature J. 17, Nr. 4, 218 - 231 (1962 b).
- Harrisson, T.: The Malohs of Kalimantan: Ethnological notes. Sarawak Mus.J. XII Nos. 25 - 26, 236 - 350 (1965).

- Hays, W.L. & Winkler, R.L.: Statistics: probability, inference and decision. 2, (Holt, Rinehart and Winston, New York 1970).
- Herwerden, M.A. van: Some remarks on the polyoestrus of primates. Anat.Rec. 29, 221 - 223 (1925).
- Hill, C.A.: The immense Tarsier baby. Labor.Primates Newsletter 12 No. 3, p 15 (1973).
- Hill, J. & Florian, J.: Development of the primitive streak, head-proccess and annular zone in Tarsius, with comparative notes on Loris. Primatologia, Handbuch der Primatenkunde (Karger, Basel/ New York 1963).
- Hill, W.C.O.: Note on the taxonomy of the genus Tarsius. Proc.Zool.Soc.Lond. 123, 1 - 16 (1953 a).
- Hill, W.C.O.: Caudal cutaneous specialisations in Tarsius. Proc.Zool.Soc.Lond. 123, 17 - 26 (1953 b).
- Hill, W.C.O.: Primates, Vol. 2: Haplorhini, Tarsiodea. (University Press, Edinburgh 1955).
- Hill, W.C.O.: The spectral Tarsier. Med.biol.Illustr. 16, 182 - 186 (1958).
- Hill, W.C.O.: Evolutionary biology of the primates. (Academic Press, London/ New York 1972).
- Hill, W.C.O.; Porter, A. & Southwick, M.D.: The natural history, endoparasites and pseudoparasites of the tarsiers (Tarsius carbonarius) recently living in the Society's menagerie. Proc.Zool.Soc. Lond. 122 part 1, 79 - 119 (1952).
- Hofer, H.: Über die Interpretation der ältesten fossilen Primatengehirne. Bibl.primat. vol. 1, 1 - 31

(Karger, Basel/ New York 1962).

Hubrecht, A.A.W.: Die Keimblase von Tarsius, ein Hilfsmittel zur schärferen Definition gewisser Säugetiere. Festschrift für Karl Gegenbaur, pp 147 - 178 (Engelmann, Leipzig 1896).

Ineichen, R.: Einführung in die elementare Statistik und Wahrscheinlichkeitsrechnung, 3. Ausgabe. (Raeber, Luzern/ Stuttgart 1971).

Jentink, F.A.: Note XXII. on a collection of mammals from Billiton. Notes Royal Zool.Mus.Leyden XII, 149 - 154 (1890).

Jolly, A.: Lemur Behaviour. (University of Chicago Press, Chicago 1966).

Jungbloed, D.: Programm KORJ (1973), vorhanden im Rechenzentrum der Justus-Liebig-Universität Giessen.

Keibel, F.: I. Tarsius spectrum. In: Hubrecht, A.A.W. und Keibel, F.: Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des Kobooldmaki (Tarsius spectrum) und des Plumplori (Nycticebus tardigradus). Normentafeln zur Entwicklung der Wirbeltiere 7, 8 (Jena 1907 - 08).

Kiesel, U.: Vergleichend-morphologische und histologische Untersuchungen am Integument des Schwanzes von Tarsius syrichta (L., 1758) und T.bancanus (Horsfield, 1821). Folia primat. 9, 182 - 215 (1968).

Klinger, H.P.: The somatic chromosomes of some primates. Cytogenetics 2, 140 - 151 (1964).

Koenigswald, G.H.R. von: The evolution of man. (The

- university of Michigan press, Ann Arbor 1962).
- Kreyszig, E.: Statistische Methoden und ihre Anwendungen; 4.Auflg. (Vandenhoeck & Rupprecht, Göttingen 1965).
- Kummer, B.: Funktionelle Anpassung und Präadaptation. Zool.Anz. 169, 50 - 67 (1962).
- LeGros Clark, W.E.: Notes on the living Tarsier (Tarsius spectrum). Proc.Zool.Soc.Lond. pp 216 - 223 (1924).
- LeGros Clark, W.E.: The visual cortex of primates. J.Anat. 59, 350 - 357 (1925).
- LeGros Clark, W.E.: The brain of Microcebus murinus. Proc.Zool.Soc.Lond. pp 463 - 486 (mit Tafeln) (1931).
- LeGros Clark, W.E.: Early forerunners of man. (Baillière-Tyndal, Paris 1934).
- Lewis, G.C.: Notes on a pair of tarsiers from Mindanao. J.Mammalogy 20, 57 - 61 (1939).
- Lewis, P.A.W.: A computer programm for the statistical analysis of series and events. IBM Syst.J. 5, 202 - 225 (1967).
- Lim Boo Liat: Food and weights of small animals from the first division, Sarawak. Sarawak Mus.J. 12 Nos. 25 - 26, p 369 (Kuching 1965).
- Lorenz, R.: The functional interpretation of the thumb in the Hylobatidae. Proc. 3rd.int.Congr.Primat.1, 130 - 136 (1971).
- Martin, R.D.: Towards a new definition of primates. Man 3, Nr. 3, 377 - 401 (1968).

- Martin, R.D.: Adaptive radiation and behaviour of the malagasy lemurs. Philos.Transactions Royal Soc. Lond. 264, 295 - 352 (1972).
- Maurer, R.: Allometrische Untersuchungen an catarrhinen Primaten. Bull.schweizer.Ges.Anthrop.Ethnol. 47, 43 - 47 (1970-71).
- Mayr, E.: Behaviour and systematics. In: Roe, A. & Simpson, G.G.: Behaviour and evolution. (Yale Univ.Press, New Haven 1958).
- Mayr, E.: Animal species and evolution. (Belknap Press of Harvard Univ.Press, Cambridge,Mass. 1963).
- McKinnon, J.: The orang utan in Sabah today. Oryx XI No. 2 - 3, 141 - 191 (1971).
- Medway, Lord J.: Mammals of Borneo; Field keys and annotated checklist. Malaysian Branch Royal Asian Soc. p. 78 (Singapore 1965).
- Meili, M. und Rohrer, S.: Lehrbuch der experimentellen Psychologie. (Stuttgart, 1962).
- Meyer, A.B.: Säugetiere vom Celebes- und Philippinen-Archipel. Abh.u.Ber.d.K.Zool.u.Anthrop.-Ethnol. Mus.Dresden, Nr. 6, 9 - 10 (1896-97).
- Miller, G.S.: A new race of the Philippine tarsier from Bohol. Proc.U.S.Nat.Mus. 38, p 404 (1911).
- Miller, G.S. & Hollister, F.: A review of Tarsius spectrum from Celebes. Proc.biol.Soc.Washington 34, p 103 (1921).
- Milsum, J.H.: Biological control systems analysis (McGraw-Hill, New York 1966).

- Montagu, M.F.A.: Meet Tarsius. Technol.Rev. 46, 139, 140 & 154 (1944).
- Napier, J.R.: Evolutionary aspects of primate locomotion. Amer.J.Phys.Anthrop. 27, 333 - 342 (1967).
- Napier, J.R. & Napier, P.H.: A handbook of living primates. (Academic Press, New York 1967).
- Napier, J.R. & Walker, A.C.: Vertical clinging and leaping. Folia primat. 6, 204 - 219 (1967).
- Noback, C.R. & Montagna, W.: The primate brain: Advances in primatology. 1 (Appleton-Century-Crofts, New York 1970).
- Niemitz, C.: Field Reserach on Tarsius bancanus at Sarawak Museum. Borneo Res.Bull. 5.2, 61 - 63 (1973 a).
- Niemitz, C.: Tarsius bancanus (Horsfield's Tarsier) preying on snakes. Labor.Primates Newsl. 12.4, 18 - 19 (1973 b).
- Niemitz, C.: Tarsius bancanus, Tarsiidae: Catching prey and feeding behaviour. 16mm schw-weiß Film, 4 min. (1973) unpubl.
- Niemitz, C.: A contribution to the postnatal behavioural development of Tarsius bancanus HORSFIELD 1821, studied in two cases. Folia primat. (1974), im Druck. Nachtrag: 21, 250 - 276.
- Niemitz, C.: Puzzle about Tarsius. Sarawak Mus.J. 20, Nos. 40 - 41 New Series, 329 - 337 (1972).
- Niemitz, C. & Niemitz, I.: Tarsius bancanus, Tarsiidae: Lokomotion eines Jungtieres. 16mm schw.-

weiß Film, 18 min.(1973) unpubl.

Niemitz, C. & Sprankel, H.: Frühe postnatale Ossifikation bei Tarsius bancanus (Horsfield 1821) und ihr Bezug zur Nesthocker-Nestflüchter-Hypothese. Z.Morph.Tiere. im Druck.

Podolschack, F.: persönliche Mitteilung.

Pournelle, G.H.: The timid tarsier. Zoonooz 42, 5 - 7 (1969).

Preuschoft, H.: Mode of locomotion in subfossil giant lemuroids from Madagascar. Proc. 3rd.int.Congr. Prim. 1, 79 - 90 (1971).

Preuschoft, H.; Niemitz, C. & Hilger, F.: Biomechanik des Sprunges von Tarsius (Arbeitstitel), in Bearbeitung.

Preuschoft, H. & Weinmann, W.: Biomechanical investigations of Limnopithecus with special reference to the influence exerted by body weight and bone thickness. Am.J.Phys.Anthrop. 38, No.2, 241 - 250 (1973).

Remane, A.: Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. (Geest & Portig, Leipzig 1956).

Sachs, L.: Statistische Auswertungsmethoden. 3. Ausgabe. (Springer, Berlin/ Heidelberg/ New York 1972).

Schmidt, W.: Anlage und statistische Auswertungsmethoden von Untersuchungen für Biologen, Mediziner, Psychologen und Volkswirte. (Schaper, Hannover 1961).

Schreiber, G.R.: A note on keeping and breeding the Philippine Tarsier at Brookfield Zoo Chicago.

Int.Zoo Yearbook 8, 114 - 115 (1968).

Schultz, A.H.: The relative length of the foot skeleton and its main parts in primates. In: Napier, J. & Barnicot, C.: Symp.Zool.Soc.Lond. 10, 199 - 206 (1963 a).

Schultz, A.H.: Relations between the length of the main parts of the foot skeleton in primates. Folia prim. 1, 150 - 171 (1963 b).

Simons, E.L.: Fossil primates and the evolution of some primate locomotor systems. Am.J.Phys.Anthrop. N.S. 26, 241 - 253 (1967).

Simpson, G.G.: The principles of classification and a classification of mammals. Bull.Am.Mus.Nat.Hist. 85, 1 - 350 (1945).

Snyder, R.C.: Adaptive values of bipedalism. Am.J. Phys.Anthrop. N.S. 26, 131 - 134 (1967).

Sody, H.J.V.: Notes on some primates, carnivora and the Babirusa from the Indo-Malayan and Indo-Australian regions. Treubia 20, Part 2, 138 - 143 (1949).

Spatz, W.B.: Die Bedeutung der Augen für die sagittale Gestaltung des Schädels von Tarsius (Prosimiae, Tarsiiformes). Folia primat. 9, 22 - 40 (1968).

Spatz, W.B.: An interpretation of the sagittal shape of the skull of higher primates, based on observations on the skull of Tarsius. Proc. 2nd.int.Congr. Primat. 2, 187 - 191 (1969).

Spatz, W.B.: Binokuläres Sehen und Kopfgestaltung: Ein Beitrag zum Problem des Gestaltwandels des

Schädels der Primaten, insbesondere der Lorisidae.
Acta anat. 75, 489 - 520 (1970).

Sprankel, H.: Untersuchungen an Tarsius. I. Morphologie des Schwanzes nebst ethologischen Bemerkungen. Folia primat. 3, 153 - 188 (1965).

Sprankel, H.: Zur vergleichenden Histologie von Hautdrüsenorganen im Lippenbereich bei Tarsius bancanus borneanus Horsfield 1821 und Tarsius syrichta car-bonarius Linnaeus 1758. Proc. 3rd.int.Congr. Primat. 1, 189 - 197 (1971).

Sprankel, H. und Lorenz, R.: Untersuchungen an Tarsius II. (1974). in Vorbereitung.

Sprankel, H. & Niemitz, C.: Zur Ontogenese des Zirkumoralorgans von Tarsius (Arbeitstitel). in Vorbereitung.

Starck, D.: Morphologische Untersuchungen am Kopf der Säugetiere, besonders der Prosimier, ein Beitrag zum Problem des Formwandels des Säugetierschädels. Z.f.wiss.Zool. 157, 169 - 219 (1954).

Stephan, H.: Der Bulbus olfactorius accessorius bei Insektivoren und Primaten. Acta anat. 62, 215 - 253 (1965).

Stephan, H.: Zur Entwicklungshöhe der Primaten nach Merkmalen des Gehirns. In: Starck, D., Schneider, R. & Kuhn, H.J.: Neu Ergebnisse der Primatologie. (Fischer, Stuttgart 1967).

Szalay, F.S.: The beginning of primates. Evolution 22, 19 - 36 (1968).

Ulmer, F.A.Jr.: Observations on the tarsier in cap-

- tivity. D.Zool.Garten (N.F.) 27, 71 - 84 (1963).
- Valen, L. van: Treeshrew, primates and fossils.
Evolution 19, 137 - 151 (1965).
- Vallois, H. In: Traité de Zoologie, Bd.17: Mammifères. (Masson, Paris 1955).
- Veldman, D.J.: Fortran programming for behavioural Sciences. (New York 1967).
- Vogel, G. und Angermann, H.: Dtv-Atlas zur Biologie, Deutscher Taschenbuch Verlag, München (1968).
- Wade, P.: Breeding seasons among mammals in the lowland rain-forest of North-Borneo. J.Mammalogy 39, 429 - 433 (1958).
- Walker, A.C.: Primate locomotor evolution and its bearing on the evolution of human behaviour. In: Olembo, R.J.: Human adaptation in tropical Africa. (E.African Acad. Nairobi 1968).
- Walker, E.P.: The monkey book. (MacMillan, New York 1954).
- Weber, M.: Die Säugetiere. (Fischer, Jena 1928).
- Wharton, C.H.: The tarsier in captivity. J.Mammalogy 31, No. 3, 260 - 268 (1950).
- Wildgrube, E.: in Gebhardt, E.: Programm PAMVI (siehe unter Gebhardt).
- Woollard, H.H.: The anatomy of Tarsius spectrum. Proc. Zool.Soc.Lond. 70, 1071 - 1076 (1925).
- Wood-Jones, F.: Man's Place among the mammals. (Arnold, London 1929).

Zuckermann, S.: The menstrual cycle of the primates.
Part IV: Lemuroidea and Tarsioidea. Proc.Zool.
Soc.Lond. 1067 - 1069 (1932).

9. Lebenslauf

Am 29. September 1945 wurde ich als Sohn des Zeitungsverlegers und Buchdruckermeisters Johannes Niemitz und seiner Ehefrau Ruth geb. Voigt in Dessau (Anhalt) geboren. Nach der Flucht in die damals englisch besetzte Zone im Jahre 1947 wurde ich zu Ostern 1951 in der Gemeinschaftsschule zu Hildesheim eingeschult. Durch Umsiedlung meiner Eltern an den Bodensee besuchte ich in Radolfzell die Tegginger-Schule und ab 1955 das dortige Gymnasium. Im Februar 1965 legte ich an der selben Schule die Reifeprüfung ab und begann im Sommersemester 1965 mit dem Studium der Biologie. 1967 und 68 studierte ich zwei Semester in Freiburg, wo ich als Hilfsassistent tätig war. Nach der Rückkehr nach Giessen, war ich neben dem Studium 5 Semester lang als Tutor tätig. 1968 bis 1970 arbeitete ich am Max-Planck-Institut für Hirnforschung in Frankfurt. 1970 erwarb ich an der Universität Giessen das Diplom. Im darauffolgenden Jahr ging ich zu einer zoologischen Expedition nach Malaysia, kehrte 1972 nach Giessen zurück und nahm das Studium der Mathematik auf. Ein weiterer Expeditionsaufenthalt auf Borneo wurde im Mai 1973 abgeschlossen. Seither arbeitete ich als Gast in der Pathologischen Abteilung des Neurologischen Zentrums der Justus-Liebig-Universität an den Auswertungen des im Verlaufe der Expedition zusammengetragenen Materials. Vor dem Wintersemester 1973 wechselte ich das Studienfach und bin seitdem Studierender der Humanmedizin.

